

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. Ломоносова

Физический факультет

В. А. Твердислов,
А. Э. Сидорова, Л. В. Яковенко

БИОФИЗИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Предисловие
доктора геолого-минералогических наук,
профессора *В. Т. Трофимова*



URSS
МОСКВА



*Настоящее издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
(проект № 10-08-07060)*

**Твердислов Всеволод Александрович,
Сидорова Алла Эдуардовна,
Яковенко Леонид Владимирович**

**Биофизическая экология / Предисл. В. Т. Трофимова. — М.: КРАСАНД,
2012. — 544 с.**

Настоящая монография посвящена развитию представлений о биофизической экологии как о важном фундаментальном направлении в пространстве наук о Земле, жизни и ноосфере. Авторы распространяют биофизические подходы и методы, успешно зарекомендовавшие себя в изучении структуры и функций живой материи на молекулярном и клеточном уровне, на макроскопический уровень биосферы, включая новейшие представления о ее эволюции.

В книге кратко изложены основные положения классической экологии, а также современные представления о биофизических механизмах функционирования живых систем и синергетического видения эволюции иерархически сопряженных биогеофизических и экосистем. Материалы издания охватывают широкий круг проблем, начиная от физико-химических основ происхождения жизни на Земле и заканчивая рассмотрением биофизических аспектов эволюции биосферы; при этом в работе системно объединяются подходы и достижения фундаментальных естественных наук в области теоретической экологии.

Книга адресована широкому кругу специалистов, работающих в области биофизики, теоретической и прикладной экологии, природопользования, природоохранной деятельности, преподавателям, студентам и аспирантам естественно-научных факультетов вузов, а также всем интересующимся вопросами фундаментальной экологии.

Авторы предполагают продолжить настоящее издание, включив в него следующие разделы: структурно-функциональные особенности развития экосистем, динамика и устойчивость природно-антропогенных экосистем, моделирование как универсальный инструмент экологии, потоки энергии и вещества в биосфере и глобальные изменения климата на современном этапе, медико-биофизические и эколого-экономические аспекты экологии, условия и критерии устойчивого неравновесия ноосферы.

Издательство «КРАСАНД», 117335, Москва, Нахимовский пр-т, 56.
Формат 60×90/16. Печ. л. 34. Зак. № 1384.

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография №1».
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15.

ISBN 978-5-396-00419-1

КРАСАНД, 2011

НАУЧНАЯ И УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА	
	E-mail: URSS@URSS.ru
	Каталог изданий в Интернете: http://URSS.ru
	Тел./факс (многоканальный): + 7 (499) 724 25 45
	URSS

9312 ID 157252



Оглавление

Предисловие (В. Т. Трофимов)	6
ВВЕДЕНИЕ	
Биогеосфера как глобальный биотехнологический реактор. Биофизическая экология в системе наук	10
Литература	16
ГЛАВА 1	
Структура и функции экологии	18
1.1. Эколого-исторические аспекты развития цивилизации	18
1.2. Предмет, цель, основные задачи экологии	24
1.3. Вехи и направления	25
Литература	55
ГЛАВА 2	
Физико-химические основы описания биологических систем	56
2.1. Общие принципы статистического описания физико-химических систем	57
2.2. Кинетика химических реакций	98
2.3. Химическое равновесие	118
2.4. Фазовые равновесия	127
2.5. Электрохимические явления	153
2.6. Поверхностные явления. Дисперсные системы	178
2.7. Основы термодинамики необратимых процессов	201
Литература	210

ГЛАВА 3

Самоорганизующиеся системы.

Синергетические аспекты экологии	211
3.1. Элементы общей теории систем	211
3.2. Самоорганизация. Начала синергетики	217
3.2.1. <i>Кибернетический и синергетический подходы к описанию процессов самоорганизации</i>	217
3.2.2. <i>Нелинейность и самоорганизация</i>	222
3.2.3. <i>Эволюция систем, бифуркации, устойчивость</i>	225
3.2.4. <i>Активные среды как «почва» для процессов самоорганизации</i>	232
3.2.5. <i>Самоорганизация: симметрия и асимметрия как этап и как итог</i>	241
Литература	255

ГЛАВА 4

Происхождение живой клетки и начала эволюции..... **257**

4.1. Живая клетка	258
4.2. Происхождение предшественников живой клетки	267
4.3. Ионная и хиральная асимметрия как физические факторы биогенеза и онтогенеза	277
4.3.1. <i>Дискретность. Роль двух фундаментальных асимметрий в происхождении Жизни</i>	277
4.3.2. <i>Энергетическая стоимость хиральной чистоты белков, нуклеиновых кислот и липидов</i>	282
4.3.3. <i>Гипотетический сценарий происхождения предшественников клеток</i>	287
4.4. Клеточные этапы биологической эволюции	302
4.5. Хиральность в онтогенезе	310
Литература	321

ГЛАВА 5

Эволюция геобиосферы Земли..... **326**

5.1. Геосфера как биотехнологический реактор эволюции	326
5.1.1. <i>Козволюция двух ветвей геобиосферы</i>	329
5.1.2. <i>Фотосинтез в эволюции геобиосферы</i>	345
5.1.2.1. <i>Фотосинтезирующие организмы</i>	347
5.1.2.2. <i>Фотосинтез</i>	352
5.1.2.3. <i>Роль изотопов в фотосинтезе</i>	364

5.2. Эволюция организмов и сообществ	373
5.2.1. Популяционная динамика как реактор микроэволюции.....	373
5.2.1.1. Понятие «популяция»: «три источника и три составные части».....	373
5.2.1.2. Динамика численности и плотности популяций.....	378
5.2.1.3. Стратегии размножения как основа сохранения популяций	387
5.2.1.4. Способы размножения.....	389
5.2.1.5. Пространственно-временные характеристики распределения популяций.....	393
5.2.1.6. Изоляция.....	405
5.2.2. Биотические взаимоотношения в биоценозах как первооснова самоорганизации	412
5.2.2.1. Симбиоз.....	414
5.2.2.2. Конкуренция.....	430
5.2.2.3. Хищник — жертва	436
5.2.2.4. Нейтрализм.....	441
5.2.3. Макроэволюция.....	446
5.3. Эволюция биосферы. Закономерности и механизмы	451
5.3.1. Концепции и модели эволюционного процесса.....	454
5.3.2. Эволюция биосферы как способ самоорганизации активных сред	476
5.3.3. Закономерности эволюции биосферы.....	518
Литература.....	535

Предисловие

Перед нами книга о геобиосфере Земли — самоорганизующейся системе и о ее эволюции. Среди написанного на эту тему предлагаемая вниманию читателя «Биофизическая экология» привлекает внимание междисциплинарной современностью, свежестью видения классических подходов, широтой и общностью взглядов, а также действительно новыми мыслями. Авторы монографии трактуют экологию как современный срез эволюции геобиосферы — общей экосферы Земли. Эволюционный аспект раскрывается на основе представлений относительно автоволновой самоорганизации в иерархии сопряженных активных сред. В определенном отношении настоящая монография является развитием недавнего издания «Синергетические аспекты экологии» (*Твердислов В. А., Сидорова А. Э., Дмитриев А. В.* Синергетические аспекты региональной и глобальной экологии: Учебное пособие. Липецк: ГУ ИД «Липецкая газета», 2009. 325 с.), произведения интересного и, на мой взгляд, удачного, однако выпущенного весьма малым тиражом.

Экология, *де-факто* все более идентифицирующая себя как естествознание и вбирающая ключевые элементы социально-экономических дисциплин, — интегральная наука о взаимодействии и коэволюции живой и неживой природы. «Наука о доме» претерпевает в последние годы принципиальные изменения: с одной стороны, разрабатываются глобальные теоретические модели биосферы, с другой — совершенствуются представления о тонких биоценотических механизмах адаптации и устойчивого развития конкретных экосистем. В обоих случаях экология все в большей степени обретает сходные с биофизикой черты — в масштабах, задачах, подходах. Подобно экологии, рассматривающей многомерные взаимообусловленные процессы — от ноосферы до атомов, участвующих в глобальных круговоротах, — биофизика включает в область своих интересов исследование всей иерархии биосистем — от субмолекулярных структур до биосферы в целом. Этому вопросу как раз и посвящено введение «Биогеосфера как глобальный биотехнологический реактор».

В 1-й главе авторы рассматривают экологические аспекты развития цивилизации; приводят кропотливо подобранную хронологию развития важнейших направлений экологии; дают чрезвычайно удачное определение современной экологии, которое мне хотелось бы воспроизвести здесь полностью:

Экология — наука о механизмах взаимодействия и совместном развитии биотической, абиотической и социальной сред или, иными словами, экология есть системная наука о совместном развитии (коэволюции) неживой и живой природы с участием социума на Земле и, в перспективе, — наука о рациональном управлении Ноосферой в границах ее устойчивого развития.

Во 2-й главе книги дано сжатое и строгое изложение физико-химических основ функционирования биологических и экологических систем.

3-я глава — ключевая в методологии осознания экосферы как величайшей синергетической системы. Отечественная школа биофизики привнесла в биологию два принципиально важных направления. Во-первых, это представления о самоорганизации в распределенных диссипативных системах — активных средах, где в протоке энергии и вещества временно образуются диссипативные структуры с выделенными степенями свободы — направлениями развития микро- и макроэволюционных событий. Системы могут быть физическими, химическими, биологическими и т. д. Важно, что их объединяют фундаментальные законы самоорганизации. И, во-вторых, это молекулярные машины, которые способны преобразовывать потоки энергии и информации и которые образуются в результате биосинтеза в клетках по программам, запечатленным в геномах. Авторы монографии впервые распространяют представления о биологических конструкциях, молекулярных машинах, обладающих выделенными степенями свободы, на макроэволюционную иерархию сопряженных биогеофизических активных сред.

В 4-й главе изложены общие представления о происхождении жизни на Земле, проведен анализ достижений и недостатков в известных теориях. Надо сказать, что в трактовках биологических стадий эволюции живых систем есть неясности, противоречия и пропуски, но в общепринятых представлениях о добиологических стадиях эволюции существует вопиющее противоречие. Известно, что живые системы, с точки зрения термодинамики, — объекты, существенно удаленные от состояния термодинамического равновесия. Тем не менее общепринятые классические гипотезы происхождения живых клеток строят исходные модели от систем исходно равновесных, преимущественно адсорбционных. Авторы монографии предлагают абсолютно новую схему происхождения дискретных, термодинамически неравновесных предшественников живых клеток. В основу развиваемого ими подхода положен общий физический принцип формирования закономерностей эволюции Вселенной и жизни на Земле через череду и возникновения, и нарушений новых симметричных и асимметричных состояний динамических систем.

Впервые экспериментально обосновано, что исходная удаленность предшественников живых клеток от состояния термодинамического равновесия непосредственно связана со спонтанным возникновением в неравновесном тонком поверхностном слое морской воды двух сопряжен-

ных фундаментальных биологических асимметрий: клеточной — ионной и молекулярной — хиральной. Ионная асимметрия предопределила способность дискретных протоклеток к реагированию на внешние возмущения как необходимое условие их включения в биологическую эволюцию, хиральная — однозначную молекулярную стереоспецифичность углеродных соединений в процессах биосинтеза и метаболизма. Ранее в рамках изучения регуляции важнейших стадий онтогенеза рассматривали лишь включение L-изомеров в рибосомальный синтез белков. Авторы предлагают новый взгляд относительно непосредственного участия D-изомеров в формировании «хиральной чистоты биосферы».

Авторами предложена и обосновывается гипотеза, согласно которой филогенетический закон Геккеля («каждый биологический вид повторяет свою эволюционную историю в ходе онтологического развития») может быть распространен на два сопоставимых с точки зрения биофизики процесса — на процесс возникновения дискретных предшественников живых клеток в древнем океане и на начальные этапы эмбриогенеза, а также новое положение: стартовые процессы, связанные с формированием двух фундаментальных асимметрий (клеточной — ионной и молекулярной — хиральной), сходны и являются сопряженными бифуркациями, дающими начало жизни на древней Земле и индивидуальной жизни многоклеточного организма.

Существенной по объему и значимости поднятых вопросов видится 5-я глава, посвященная рассмотрению эволюции геобиосферы Земли. Основным связующим звеном между биофизикой и экологией, по мнению авторов монографии, служат представления о единстве законов самоорганизации, пронизывающих неживую и живую природу. Существуют законы развития систем, потому нелепо говорить о «самой главной молекуле». Никакая из них — ДНК, РНК, белок, липид, полисахарид — не может предопределить эволюцию. И система не может предопределить, но она постадийно прокладывает траекторию устойчивого прогрессивного развития — эволюцию, пользуясь свойственными ей уникальными степенями свободы. Важнейшее условие — система должна быть достаточно полной и с необходимостью включать иерархию активных сред, которые в точках бифуркации выделяют направление развития.

Система обладает конструкцией, создающейся путем самоорганизации, и потому обладает выделенными степенями свободы — детерминированными выделенными направлениями развития. Это сопряженные активные среды, в которые входят уровни — генетический, метаболитический, цитологический, физиологический, организменный, популяционный, биоценотический и так вплоть до геобиосферного. Ключевой уровень, достаточный для обеспечения локальной устойчивости и лабильный для изменчивости на эволюционном пути, — уровень биоценозов. Сложность этой «конструкции» определяется системой неаддитивных взаимодействий пря-

мых и обратных положительных и отрицательных связей, направляющих векторы дивергенции и конвергенции в ходе эволюции. Возникающая «сложность» — соблазнительный, но столь же непродуктивный термин для охарактеризования направленности эволюции, в т. ч. биологической. В научной литературе критерием этой сложности выступают те или иные параметры структуры экосистем, в то время как определяющим критерием может служить их динамическая устойчивость на уровне микро- и макроэволюции. Как справедливо отмечают авторы монографии, «развивающаяся система становится прогрессивной, лишь попав на устойчивую траекторию развития в пространстве конкретных биогеоклиматических условий и в соответствующем временном интервале».

Таким образом, авторами впервые явным образом высказана и обоснована концепция о том, что геобиосфера — многомерная сложная иерархическая активная среда. В концепциях этой парадигмы интересно было бы рассмотреть в пространственно-временном контексте потоки вещества и энергии в средах геобиосферы: лито-, гидро- и атмосфере, а также особенности процессов самоорганизации в природно-антропогенных системах, экологическую безопасность и инженерные аспекты экологии. Завершая чтение монографии, доброжелательный читатель имеет все основания полагать, что ее продолжением станут новые главы, касающиеся математических моделей экологических и эколого-социальных систем.

В целом — это неординарная книга с новыми мыслями и новыми подходами. И еще: эту научную книгу интересно читать.

*Доктор геолого-минералогических наук,
заведующий кафедрой инженерной и экологической геологии
геологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова
профессор Виктор Титович Трофимов*

Введение

Биогеосфера как глобальный биотехнологический реактор. Биофизическая экология в системе наук

Рост научного знания XX в. быстро стирает грани между отдельными науками. Мы все больше специализируемся не по наукам, а по проблемам.

В. И. Вернадский

Начало XX столетия было отмечено триумфальным завершением классических стадий развития фундаментальных наук: физики, химии, биологии, наук о Земле, составляющих основу естествознания. Их достижения известны. Начало нынешнего XXI в. ознаменовалось выдающимися достижениями остро специализированных направлений этих наук, причем сама специализация достигла заведомо запредельного уровня. Вместе с тем все более значимой становится тенденция, связанная с конвергенцией наук, причем не только естественных, но также гуманитарных и социально-экономических. И, конечно же, математики.

Дифференциация наук неявным образом базировалась на материалистическом представлении о несводимости высших форм движения материи к низшим, на фактическом отрицании редукционизма. Однако противостоящие идеи редукционизма и активного их отрицания, востребованные XIX и XX столетиями, незаметно утратили свою антагонистичность за последние десятилетия, когда естественные науки перешли от изучения структуры материи к изучению механизмов ее развития. Развития на всех уровнях организации — от атомно-молекулярного до экосистемного, социального, космического. В глазах ученого мира столь разная по своим физическим и химическим структурным основам материальная Вселенная оказалась удивительно универсальной в пространственно-временных проявлениях своего развития как проточной диссипативной системы. Подобное движение мысли произошло благодаря смене парадигм мышления: от линейной декартовой — к нелинейной синергетической [1–3].

Биофизическая экология изучает биофизические подходы к выявлению механизмов важнейших экологических процессов. Авторы настоящей монографии ставили своей целью продолжить распространение биофизи-

ческих подходов и методов, успешно зарекомендовавших себя в изучении структуры и функций живой материи на молекулярном, клеточном и организменном уровне [4], на макроскопический уровень биосферы, включая новейшие представления о ее эволюции. Материалы книги охватывают широкий круг проблем, трактующих экологию как временной срез эволюции, начиная от основных положений классической экологии и физико-химических основ происхождения жизни на Земле вплоть до рассмотрения биофизических аспектов эволюции биосферы.

Термин «экология» (греч. *oikos* — дом и *logos* — знание) был предложен немецким биологом Э. Геккелем в 1866 г. Примечательно, что в русской научной литературе первым его использовал в 1869 г. будущий нобелевский лауреат И. И. Мечников. Предыстория экологии восходит к трудам натуралистов и географов XVIII–XIX вв., и как самостоятельная наука экология оформилась к началу XX в. Экология изучает условия существования живых организмов и механизмы их взаимодействия со средой обитания. Эти взаимоотношения Ч. Дарвин считал условиями, порождающими и определяющими биологическую эволюцию. Экология как наука прошла развитие от раздела биологии через природоохранные концепции к представлениям о ноосфере как биосфере, в которой человечеству отведена величайшая созидательная и одновременно деструктивная роль. Парадигма антропоцентризма, доминирующая до наших дней в экологии и исторически связанная с традиционным биологическим подходом, естественным образом сменяется интегральным подходом к экосистемам как совместно эволюционирующим природно-антропогенным комплексам.

Становление экологии в России связано с именами выдающихся отечественных зоологов середины XIX в. А. Ф. Миддендорфа и К. Ф. Рулье. Первый рассматривал природу как единое целое, а процессы — в их взаимодействии. Второй, его ученик и последователь, подчеркивал необходимость изучения организмов в единстве со средой, предложив закон общения, или двойственных начал, показывающий, что «каждое живое существо получает возможность к жизни частью из себя, частью из внешности». Можно сказать, что К. Ф. Рулье принадлежит заслуга разработки общих концепций современной экологии. Его последователь Н. А. Северцов полагал, что основная задача изучения мира животных — «исследовать преимущественно образ жизни животных и отношение их к внешним условиям». Эти ученые были, несомненно, первыми экологами, видевшими цели и значение биоценологических исследований. Прошло много лет, прежде чем их пионерские работы, а также труды В. В. Докучаева привлекли внимание ученых-экологов, в том числе зарубежных.

В 20–30-х гг. XX в. произошло бурное развитие экологии: были сформулированы основные задачи изучения популяций и сообществ (Ч. Элтон), предложены математические модели роста численности популяций и их взаимодействий (В. Вольтера, А. Лотка), проведены лабораторные опыты

по проверке этих моделей (Г. Ф. Гаузе). В гидробиологии началось количественное изучение превращений вещества и энергии сообществами организмов, причем водоемы рассматривались как целостные экосистемы. Понятие «экосистема» ввел А. Тенсли в 1935 г. К середине XX в. формируется общая экология, но вместе с тем происходит глубокое практическое изучение конкретных экосистем. Тогда же развивается физиологическая и эволюционная экология (С. С. Шварц). В 70-е гг. XX в. формируется экология человека и социальная экология, резко возрастает практическое значение экологии как системной основы комплексного решения проблем производства, природоохранных мероприятий, демографических проблем и т. д.

Осознание специфических закономерностей взаимоотношений организмов со средой на уровне особей, популяций, биоценозов создало предпосылку для синтеза знаний на всех уровнях организации живого и позволило построить концепцию глобальной экологии, научной основой которой послужил труд В. И. Вернадского «Биосфера» (1926). В нем были развиты представления о планетарной геохимической роли живого вещества. Экологи активно восприняли идеи В. И. Вернадского, и уже в 1928 г. В. Н. Беклемишев выдвинул концепцию, согласно которой все живое вещество биосферы рассматривалось как некоторое системное единство. Позже, в 1940 г., В. Н. Сукачев ввел понятие «биогеоценоз», трактуя его как единую термодинамическую систему. Нередко биологи отождествляют биогеоценоз с экосистемой. Этот термин также применяют в географии для определения элемента ландшафта. Но если географы исследуют территорию с существующим на ней биогеоценозом, а геохимики — движение химических элементов на этом пространстве, то экологи изучают весь комплекс процессов и явлений, внутренние взаимодействия компонентов, совокупность прямых и обратных связей.

По этой причине экология уникальнейшим образом соответствует «идеологии», синергетическим подходам и методам (математические модели сложных систем) биофизики — науке о механизмах функционирования и развития живых систем как сложных динамических систем в их взаимодействии и развитии, в процессах самоорганизации.

Заметим, что разделение наук о живом и неживом как и появление самой биологии, её выделение из физики — науки о природе — произошло относительно недавно. Термин «биология» был предложен в 1802 г. независимо и практически одновременно Жаном Батистом Ламарком (1744–1829), французским естествоиспытателем, эволюционистом, великим предшественником великого Чарльза Дарвина (1809–1882), и немцем Готфридом Рейнхольдом Тревиранусом (1776–1837). Однако не успели биология и физика размежеваться по предмету исследуемых объектов, как вышла в свет известная книга «Грамматика науки», написанная основоположником биофизики английским математиком Карлом Пирсоном (1857–1935), в которой он дал одно из первых определений биофизики (в 1892 г.) (см. [3]):

Мы не можем с полной уверенностью утверждать, что жизнь есть механизм, до тех пор, пока мы не в состоянии указать более точно, что именно понимаем мы под термином „механизм“ в применении к органическим тельцам. Уже теперь представляется несомненным, что некоторые обобщения физики — в особенности великий принцип сохранения энергии — описывают... часть нашего чувственного опыта относительно жизненных форм. Нужна... отрасль науки, имеющая своей задачей приложение законов неорганических явлений, физики к развитию органических форм... *Факты биологии — морфологии, эмбриологии и физиологии — образуют частные случаи приложения общих физических законов... Лучше было бы назвать ее биофизикой...* (курсив мой. — В. Т.). Ей принадлежит крупное будущее».

Книга принесла Пирсону такой же успех, что и кривые распределения случайных величин (1894), но была совершенно незаслуженно раскритикована философами-марксистами (в частности, В. И. Лениным в книге «Материализм и эмпиокритицизм») за идеалистические взгляды.

В речи, произнесенной в 1901 г. профессором Московского университета выдающимся российским физиком Н. А. Умовым, «Физико-механическая модель живой материи», также говорилось по существу о становлении биофизики, базировавшейся тогда на двух известных законах классической термодинамики. В неявном виде им были высказаны представления об открытых системах и самоорганизации живой материи. Слова «биофизика» в лекции еще не было, как не было и разъяснения ключевого понятия его выступления — «стройность». Мудрейший Николай Алексеевич возложил это дело на потомков. А тогда он сказал:

Процессы, возникающие вместо исчезнувших, обладают меньшей работоспособностью, их свободная энергия меньше. ... Конечный результат всех процессов природы — увеличение нестройности, или, как говорят, рост энтропии. <...> В мире с беспредельным числом случайностей стройное движение должно возникать наряду с нестройным, но только в более редких случаях, так как мир подчинен закону роста энтропии. <...> Отбор есть орудие борьбы с нестройностью, с ростом энтропии: это сортирующий демон Максвелла, наблюдающий и отбирающий молекулы по своему усмотрению. Отбор включается в понятие стройности. Мы имеем два закона термодинамики, управляющих процессами природы; мы не имели закона или понятия, которое включало бы процессы жизни в процессы природы. Существование в природе приспособлений отбора, восстанавливающих стройность и включающих в себя живое, должно, по-видимому, составить содержание этого третьего закона. <...> Примеры ритма и периодичности мы могли бы извлечь не только из царства животных, но и из мира растений, в особенности в его тропических формах. Чем совершеннее стройность, чем глубже проникает она в механизм, тем больше поводов к ее борьбе с нестройностями. <...> Высшие степени стройности могли возникнуть в природе только

с такими приспособлениями, которые давали бы возможность оберегать среди случайностей самую нить стройности. <...> Механизмы, осуществляющие наиболее стройные движения, представляют собой памятные книжки энтропии. <...> *Стройность есть необходимый признак живой материи* (курсив мой. — В. Т.). <...> Наконец, остановимся на новейшем определении живой материи, данном физико-химиком Оствальдом: «Живая материя есть самосохраняющийся и самоснабжающийся очаг стационарных, или установившихся, превращений энергии. Живую материю можно уподобить горящей лампе, которая сама добывает сжигаемое масло» [5].

С определенной долей уверенности можно предполагать, что термин «стройность» соединяет понятия самоорганизации, упорядоченности, симметрии, биологической целесообразности, приспособленности и устойчивости, а в целом — гармонии в природе. При этом основные свои положения физик Н. А. Умов распространял на все уровни живой материи, предвосхищая появление термодинамики открытых систем и биофизической экологии как цельного направления.

В рамках современной экологии переплелись и срослись термодинамика (наука о потоках и преобразовании форм энергии), физическая химия и биохимия (науки о механизмах преобразования веществ), кибернетика (наука о законах управления в системах) и синергетика (наука о неаддитивно слагающихся факторах внешних воздействий на системы и внутренних взаимодействий). Совместно они формируют фундамент биофизической экологии — науки о механизмах важнейших процессов в биосфере. Исторически биофизика большей частью устремлена к выяснению клеточных и молекулярных механизмов функционирования живого, но нарастает продвижение в макромир. Подобно тому как в своих подходах соединяется физика элементарных частиц, теория поля и космофизика, так же и биофизика все более охватывает общим подходом физику биологических процессов на молекулярном и биосферном уровнях, механизмы и критерии биологической эволюции.

Эволюционирующие системы, будь то биосфера Земли, экономика какой-либо страны или Вселенная, развиваются в протоке энергии, порционные потоки которой определяются структурой взаимодействий в данной системе. Проток энергии в виде физических или неких «условных» единиц необходим. Но формирует характерный вид образующихся диссипативных структур не сам поток энергии, а в первую очередь особенности внутренних связей в системе, канализирующие потоки энергии и определяющие траекторию эволюции системы в целом, так же как и ее подсистем. При этом включение или формирование связей в свою очередь зависит от интенсивности потоков.

Биофизика и следовавшая ей синергетика отразили и сконцентрировали представления о процессах, которые в принципе не могут быть поняты и описаны детерминистически в рамках классических представлений.

К таким процессам относятся переходные процессы в явлениях самоорганизации. В пороговом состоянии течение процессов неоднозначно из-за внешних воздействий и флуктуаций в системе, так же как и непредсказуема новая организация, возникающая после прохождения порога — «точки бифуркации», ибо в момент перехода система находится в таком состоянии, о котором И. Р. Пригожин говорил, что она оказывается одновременно всем, чем она может быть. И это свойство всех земных нелинейных развивающихся систем, входящих в геосферу и в биосферу.

Нелинейность является одним из основных понятий синергетического мировидения, свойственного биофизике. В основе своей нелинейны все окружающие нас процессы — от ядерных реакций, работы сердечно-сосудистой системы и всего организма в целом до эндо- и экзогенных процессов на Земле, вспышек на Солнце и увлекающего нас круговорота социально-экономических потрясений. Для линейной области характерной особенностью является существование принципов экстремумов. В состоянии равновесия система характеризуется максимумом энтропии, а в стационарном состоянии — минимумом ее производства, или, иными словами, энтропии. Для систем в нелинейной области, находящихся в состояниях, удаленных от равновесия, не выполняются общие экстремальные принципы, предсказывающие состояния, к которым придет система. В отличие от равновесных, неравновесные системы в нелинейной области могут развиваться непредсказуемо. К какому состоянию перейдет конкретная система в каждый следующий момент, в общем случае предсказать невозможно. Для того чтобы новые состояния были упорядоченными, т. е. самоорганизация приводила к образованию пространственно-временных диссипативных структур, необходимо, чтобы отклонение от равновесия превышало некоторое критическое значение, после которого термодинамическая ветвь теряет устойчивость.

Нелинейность систем, удаленных от состояния термодинамического равновесия, проявляется не только в особенностях развития таких систем во времени, но и в особенностях эволюции их пространственной структуры. В соответствии с принципом симметрии Кюри—Пригожина симметрия и асимметрия выступают как механизмы и проявления самоорганизации. В линейной области необратимые процессы сопрягаются в соответствии со своим тензорным рангом: скалярный (изотропный) процесс сопрягается только со скалярным, векторный — с векторным. Внешние воздействия, вызывающие различные явления в макроскопической системе, не могут обладать более высокой симметрией, чем порождаемый ими процесс. Другими словами, не все процессы в линейной области могут сопрягаться. Однако в нелинейной области этот принцип неприменим. В нелинейной области может произойти «потеря симметрии» или самопроизвольное возникновение пространственных структур, имеющих выделенные степени свободы, в исходно однородной среде, т. е. допустимо

сопряжение процессов разного ранга. На этом пути лежит постижение главного вопроса о происхождении жизни [6].

Многие достижения последних лет в области физики, химии, биологии, экологии, медицины и других наук явным или неявным образом связаны с представлениями об «активных средах», способных к пространственно-временной самоорганизации [7]. Эти представления позволили создать модели, описывающие такие несхожие процессы как работа лазеров, периодические химические реакции, распространение волн кристаллизации в переохлажденных жидкостях, распространение нервного импульса, свертывание крови, взаимодействие популяций, распространение эпидемий и т. д. В целом данный подход не должен быть обязательно тесно связан с рассмотрением физической основы систем, но призван отражать общую синергетическую природу их поведения.

Значительное число биологических объектов, биоценозы, экосистемы, а также социальная сфера общества также могут рассматриваться как иерархии сопряженных протяженных систем, каждая из которых является активной средой, поддерживающей энергией развитие происходящих в ней процессов на всем ее пространстве. Основой процессов самоорганизации в активных средах является возможность возникновения в них автоколебательных (в точечных системах) и автоволновых (в распределенных системах) режимов, приводящих к эволюционированию систем, их пространственно-временной регуляризации.

Принципиально важным в намечаемом авторами подходе является совокупное рассмотрение экологических, биогеофизических и биогеохимических аспектов функционирования экосистем и биосферы в целом.

Нам представляется, что биофизика, ставшая по существу ветвью фундаментальной биологии, способна конструктивным образом служить упорядочению знаний и развитию умений современной экологии. Изложение, развитию этих идей, пояснению основных понятий и направлений биофизики в экологии, а также используемых терминов посвящена настоящая книга.

Литература

1. Пригожин И., Конденуди Д. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур. М.: Мир, 2002. 461 с.
2. Эбелинг В. Образование структур при необратимых процессах: Введение в теорию диссипативных структур. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований; НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2004. 256 с.
3. Твердислов В. А., Сидорова А. Э., Дмитриев А. В. Синергетические аспекты глобальной и региональной экологии: Учебное пособие. Липецк: ГУ «ИД „Липецкая газета“», 2009. 352 с.
4. Блюменфельд Л. А. Решаемые и нерешаемые проблемы биологической физики. М.: URSS, 2010. 160 с.

5. Умов Н. А. Физико-механическая модель живой материи (речь, 1901) // Собрание сочинений профессора Николая Алексеевича Умова. М.: Изд. Императорского московского общества испытателей природы. 1916. Т. 3. С. 184–200.
6. Твердислов В. А., Яковенко Л. В. Физические аспекты возникновения предшественников живой клетки. О двух фундаментальных асимметриях — ионной и хиральной // Вестник МГУ. Сер. 3. Физика. Астрономия. 2008. № 3. С. 3–16.
7. Твердислов В. А., Яковенко Л. В. Активные среды как основа самоорганизации в иерархии систем от биогеофизических до социальных // Российский химический журнал (Журнал российского химического общества им. Д. И. Менделеева). 2000. Т. 44. Вып. 3. С. 21–32.

Глава 1

Структура и функции экологии

Вся история естествознания, русского естествознания XIX и XX вв. дает возможность нам, русским ученым, эффективнее других, целостнее и рациональнее приступить к изучению научных основ этой большой проблемы — проблемы «биосферы и человечества».

Н. В. Тимофеев-Ресовский

Исходные намерения авторов монографии были направлены на изложение современных системно-биофизических подходов к рассмотрению и решению общих экологических проблем, связанных с теоретическими аспектами естественных репарационных механизмов, и разрабатываемых в настоящее время биотехнологических подходов к их оптимизации. Вместе с тем возросшая в последнее время во всем мире и в нашей стране актуальность социально-экологических проблем сделала целесообразным начать изложение с обзора насущных для человечества проблем, непосредственно связанных с его развитием на нынешнем этапе глобального цивилизационного кризиса.

1.1. Эколого-исторические аспекты развития цивилизации

А мы и стрелы напитываем (ядом), и самому железу сообщаем нечто еще более губительное, мы и реки отравляем, и самые стихии природы, и даже то, что поддерживает существование, обращаем во вред живущему.

Плиний Старший

Неуклонно и нерационально развивая сельское хозяйство и промышленность, ускоряя научно-технический прогресс, человечество целенаправленно разрушает биосферу. Мы используем 70 % мирового запаса рыбы, что превышает возможности естественного восстановления; ежегодно в моря и океаны сбрасывается примерно 7 млн т мусора; крупные

промышленные страны, в том числе Россия, ежегодно производят 400 млн т токсичных отходов; каждую секунду на Земле исчезают более 1,5 га лесов. Экологический след человечества (площадь биологически продуктивной территории, необходимой для производства используемых человеком ресурсов и ассимиляции отходов) впервые превысил способность планеты к восстановлению в 80-х гг. прошлого столетия, и в настоящее время этот показатель составляет порядка 30 %.

История рационального природопользования человечества насчитывает немало мудрых практических действий и законодательных актов экологической направленности. Так, еще Витрувий (римский архитектор и инженер 2-й половины I в. до н. э.) в трактате «Десять книг об архитектуре» рассматривал вопрос о целесообразности привязки строительства городов к географическим и климатическим условиям: «...надо выбирать наиболее здоровую местность. Она должна быть возвышенной, не туманной, не морозной и обращенной не к знойным и холодным, а к умеренным странам света, а кроме того, необходимо избегать соседства болот...». И начинать строительство необходимо с технико-экономического обоснования будущих работ. Более того, беспокоясь о здоровье сограждан, он рекомендовал обследовать людей и животных, поскольку «здоровые свойства земли определяются пастбищем и кормом». Римский сенат специальным постановлением запретил возводить амфитеатры без предварительного обследования надежности грунта. Это постановление можно считать одним из первых правительственных постановлений о необходимости проведения инженерных изысканий перед началом строительства.

Способ осушения обводненных территорий для строительства городов и сельскохозяйственных нужд также был известен издавна. Например, Тит Ливий (59 г. до н. э. – 17 г. н. э.) пишет, что еще во времена Тарквиния Гордого в Риме были осушены низкие места вокруг Форума и другие низины между холмами путем проведения к Тибру вырытых с уклоном каналов.

В 15 г. н. э., в начале царствования императора Тиберия, в Риме была создана коллегия, надзирающая за состоянием берегов Тибра и его русла. По-видимому, это был один из первых государственных органов по инженерно-гидрогеологическим, т. е. экологическим изысканиям. Корнелий Тацит пишет, что в том же году в римском сенате был поднят вопрос о необходимости регулирования разливов Тибра посредством отвода реки и озера, которыми он питается. По этому вопросу были заслушаны многие делегации муниципий и колоний. Но самым «экологичным» стало выступление реатинцев, утверждавших, что «природа, которая дала рекам свои устья, свое течение и как свое начало, так и конец, как нельзя лучше позаботилась о людских потребностях». Вердикт сената был прост и мудр — «не нужно никаких перемен». Здесь уместно вспомнить судьбу Арала в XX в. и озера Барун-Торея — одного из крупнейших

ших озер государственного природного биосферного заповедника «Даурский», расположенного на стыке границ России, Монголии и Китая. Для данного региона характерны 30–35-летние периоды климатических циклов, и в настоящее время протекает «сухая» фаза ярко выраженного 30-летнего цикла, в результате чего озеро полностью высохло. Но ситуация может быть значительным образом усилена ведущимися в Китае работами по переброске части стока реки Хайлар (Аргунь) в озеро Далайнор и создание сети ирригационных сооружений в ее верховьях. Существенно, что именно бассейн Хайлара-Аргуни — один из немногочисленных крупных бассейнов в регионе, сохраняющихся в засушливый период, и потому он играет важнейшую роль в выживании многих сотен тысяч водоплавающих и околоводных птиц, уничтожение ключевых мест обитания которых может привести к катастрофическим последствиям в мире пернатых.

Приведем еще один яркий пример. Страбон (63–64 гг. до н. э. – 23–24 г. н. э.) пишет: «...Деметрий имел намерение перерезать Пелопоннесский перешеек, чтобы открыть свободное плавание для кораблей, но его от исполнения замысла удержали архитекторы, объявившие после измещения, что море в заливе Коринфском выше того, что у Кенхр».

На медных копиях Фенана (территория на юге нынешней Иордании в районе между Мертвым морем и заливом Акаба) — центре медеплавильного производства на Ближнем Востоке — выплавка меди была развита 7–8 тыс. лет назад, а промышленных масштабов достигла в V в. до н. э. Существенно, что отработанные шахты потом тщательно засыпались — яркий пример экологически грамотного отношения к окружающей среде. И при этом вся деятельность рудников регламентировалась специальным законодательством. Сохранилось достаточно много документов из законодательства, регламентирующего деятельность рудников в Древнем Риме, и охватывало не только правила аренды, разработки и технику безопасности, но и охрану окружающей среды.

У Полибия (200 – около 120 гг. до н. э.) можно найти записи о постановлении сената Италии, запретившем разработки металлов в Италии в эпоху Гракхов (II в. до н. э.) и о законе, согласно которому с целью сохранения верхнего слоя земли ограничивалась добыча олова в Британии. Получается, что еще 2 тыс. лет назад человек, в отличие от современного «цивилизованного» обитателя Земли, «знал», что в ходе эксплуатации природных систем необходимо соблюдать пороговые пределы, позволяющие этим системам сохранять свойство саморегуляции, и правила экологической эффективности.

Но не только Средиземноморье может гордиться экологически грамотным подходом к хозяйствованию. Мы не ставим своей целью написать полный трактат по истории экосистемных подходов, но считаем необхо-

димым напомнить, что в России также существовала своя история рационального природопользования.

Появление некоторых указов Петра I (1672–1725) было связано с развитием строительства флота, и тем не менее их с полным основанием можно отнести к первым природоохранным документам в России. Приведем некоторые статьи этих указов.

Государем воспрещалось рубить лес годный для строительства кораблей (дуб, вяз и сосна «от корня 12 вершков») и расположенный «от больших рек в стороны на пятьдесят верст, а от малых рек, которые в те большие реки впали... в сторону по двадцать верст, отнюдь ни на какие нужды... и валежник не брать... А если кто будет преступать закон, то брать штраф по 15 руб. за дуб и по 10 руб. за другие деревья, а за многочисленную порубку, „вырезав ноздри, ссылатъ на каторгу“» [1]. Также было предписано «описать» заповедные леса на предмет наличия в них вышеуказанных пород деревьев и «ландкарты учинить» [2].

Еще один пример природопользования. Известно, что скотоводством в Подмоскowie начали заниматься примерно 4 тыс. лет назад, а подсечно-огневым земледелием — 2–3 тыс. лет, т. е. именно с этого времени постоянно стали уничтожаться леса в данном регионе. В результате в XVII–XX вв. леса занимали порядка 40–50 % территории Подмоскowie, а в конце XIX – начале XX в. — уже 25–35 %, и столь жесткая динамика лесопользования была связана с интенсивным ростом населения. Так, в XV–XVIII вв. на территории Подмоскowie проживало порядка нескольких сотен тысяч людей, к концу XIX в. только в Москве — около 1 млн человек, к середине XX в. — около 5 млн, а к концу XX в. — около 9 млн. В настоящее время в Москве и Московской области на площади, равной 0,3 % территории России, проживает 10 % населения страны. С приходом человека на осваиваемой им территории появляются новые неэндемичные виды растений и животных.

Результатами экологически несбалансированного природопользования на территории Подмоскowie за последние два столетия стали следующие изменения экосистем:

- сокращение площади лесов и болот с 30–40 до 95 %;
- изменение гидрологического режима рек и снижение уровня подземных вод;
- существенное снижение поглощения талых вод почвогрунтами вследствие сокращения площади болот и лесов;
- исчезновение ряда видов животных и растений, в основном лесных и водно-болотных, и появление инвазивных видов, связанное с антропогенной деятельностью;
- почвенная и ветровая эрозии (эродировано примерно 15 % сельскохозяйственных земель);

- распространение оползней (около 3 % территории Москвы);
- нарушение карстовых структур;
- загрязнение почв тяжелыми металлами, нефтепродуктами, пестицидами, гербицидами и другими ядовитыми веществами, промышленными и хозяйственными отходами, а также другими ксенобиотиками (источники: промышленность; автомобильный и железнодорожный транспорт; промышленные, бытовые и ливневые водостоки; канализации; свалки; добыча полезных ископаемых);
- загрязнение атмосферы аэрозолями (зола, сажа, пыль и др.) и газообразными веществами (сернистый ангидрид, окись углерода, окислы азота, углеводороды, аммиак, хлор и др.).

Приведенные материалы дают выразительную картину: наши предки были значительно ближе к природе, чем мы, а потому относились к ней не как бездумные хозяева, а как соратники. Но ведь общество развивается до тех пор и постольку, поскольку сохраняет баланс между своим давлением на среду и восстановлением этой среды — природно-естественным и искусственным.

Подобно любому достаточно развитому в промышленном отношении государству Россия собрала многофакторный «букет» экологических проблем. Но причины столь неблагоприятной ситуации коренятся не только в общемировой тенденции техногенного бума, но и индивидуальных особенностей исторического и психологического плана.

Следует отметить, что вследствие бездействия мирового сообщества возможны серьезные последствия, поскольку более половины населения планеты (4,3 млрд человек из 6,9 млрд) живет в районах уже сегодня испытывающих недостаток пресной воды и подверженных засухам. Страны Ближнего Востока, Африки, Центральной Азии, Южной Европы, Австралия в первую очередь столкнутся с серьезными социальными конфликтами и проблемами, вызванными глобальным потеплением.

Более трех четвертей населения Земли проживает в странах — «экологических должниках» (к которым относится большинство стран Европы), т. е. в странах, где национальное потребление биоресурсов превышает их биоемкость. Если в 1961 г. почти все страны мира располагали более чем достаточным потенциалом для удовлетворения собственных потребностей, то к 2005 г. положение радикально изменилось — многие страны способны удовлетворять свои потребности лишь за счет импорта ресурсов и использования глобальной атмосферы в качестве «свалки» для углекислого газа и других парниковых газов. Только «сильный пакет ЕС по борьбе с изменением климата сделает Европу более устойчивой к грядущим экономическим колебаниям, поскольку уменьшит зависимость от импорта энергоресурсов, создаст новые рабочие места и заставит страны объеди-

ниться для преодоления последствий изменения климата», — заявляет Всемирный фонд дикой природы (WWF).

Уничтожение лесов не уступает по важности недавнему финансовому кризису, более того, ежегодные объемы уничтожения лесных массивов наносят мировой экономике более значительный ущерб, чем нынешний кризис. По оценкам специалистов, ежегодные потери от вырубki лесов составляют от 2 до 5 трлн долл. Эти данные получены с учетом «пользы», которую приносят леса, перерабатывая углекислоту, являющуюся одной из главных причин глобального потепления, и обеспечивая человечество чистой водой. Ущерб от потери лесов не только велик, но и перманентен. Сколько бы, по разным оценкам, не потеряла Уолл Стрит (а потери оцениваются в 1–1,5 трлн долл.), в действительности каждый год мы теряем как минимум 2–2,5 трлн долл. природного капитала.

Около 40 % всех заболеваний в мире, согласно данным Всемирной организации здравоохранения, обусловлены экологическими факторами. Подавляющее большинство населения Земли (на индивидуальном и государственном уровнях) поддерживает существующий образ жизни и экономический рост за счет экологического капитала планеты, все больше истощая этот капитал и тем самым усугубляя экологическую ситуацию. Всемирный фонд дикой природы отмечает, что спрос человечества на ресурсы планеты за последние 45 лет увеличился более чем в 2 раза в результате роста населения и индивидуального потребления. Налицо взаимообусловленность экологической безопасности, обеспечения качества жизни и развития экологического просвещения. Поэтому основную задачу, стоящую перед мировым сообществом, можно сформулировать следующим образом. Спасение Земли возможно не только за счет природоохранных мероприятий, но в первую очередь посредством воспитания Нового человека — не потребителя, но соратника.

В заключение отметим, что политическая компонента в период перехода современного цивилизационного кризиса от финансово-экономической стадии к экологической обретает первостепенное значение. Экономика — антропоцентрична, экология — потенциально рациональна и альтруистична. В эпоху глобализации мировой политике предстоит путь от статуса концентрированного выражения экономики к статусу концентрированного выражения экологии.

Авторы сознательно не унифицировали точки зрения ученых и журналистов уже потому, что однозначных, академически выверенных рецептов решения затронутых кризисных проблем в настоящий момент просто не существует. Вместе с тем авторы надеются, что настоящее издание будет полезно читателям в выработке активного мировоззренческого подхода к разрешению локальных, региональных, государственных и глобальных биосферных кризисов.

1.2. Предмет, цель, основные задачи экологии

Человеку предстоит разумно использовать те потенциальные возможности, которые дала ему Природа. А для этого ему понадобится определенная общепланетарная стратегия.

Н. Н. Моисеев. *Человек и ноосфера*. 1990

В современном представлении экология — наука о механизмах взаимодействия и совместном развитии биотической, абиотической и социальной сред, или, иными словами, экология есть системная наука о совместном развитии (коэволюции) неживой и живой природы с участием социума на Земле и в перспективе — наука о рациональном управлении ноосферой в границах ее устойчивого развития.

Предмет экологии. Стратегическая часть экологии направлена на решение глобальной проблемы контролируемого и управляемого существования человечества как составной части эволюционирующей биосферы (в концептуальном развитии — «мыслящей биосферы» — ноосферы). Практическая (тактическая) часть — на формирование рационального (интенсивного и экстенсивного) природопользования и эксплуатации природных ресурсов, а также на охрану природы [3].

Целью экологии является исследование причин нарушения экологической устойчивости биосферы как глобальной экосистемы и разработка путей их преодоления.

К *основным задачам экологии* относятся анализ и оценка количественных и качественных параметров порогового уровня, допустимых возмущений в экосистемах вследствие природных катаклизмов и антропогенной деятельности (оценка экологической устойчивости и экологического равновесия при взаимодействии всех компонентов биосферы), а также регенерационных возможностей естественных экосистем.

Особенности двух основных составляющих подсистем ноосферы, природной и антропогенной (социо-экономической), можно охарактеризовать следующим образом. Антропосфера, развивающаяся путем потребления природных ресурсов и ориентированная в своем развитии на экономическую доминанту, сама по себе к устойчивому развитию в принципе не способна. Природа как гармоничная, эволюционно сбалансированная и устойчивая подсистема, не способна вступать в рыночные отношения с обществом потребления. На больших временах взаимодействия этих составляющих все природные ресурсы становятся невозобновляемыми, а эволюция антропосферы, связанная с нарушением геобиосферного баланса, разрушает адаптационную эволюцию биосферы.

В период перехода современного цивилизационного кризиса от экономической стадии к экологической, управляющая политическая компонента в раз-

витии ноосферы обретает первостепенное значение. В эпоху глобализации мировой политике предстоит путь от статуса концентрированного выражения экономики к статусу концентрированного выражения экологии. Именно поэтому сверхзадача экологии — преобразование массового сознания от ощущения человека в качестве «хозяина» природы до осмысления своего рационального «распределенного» кооперативного участия в развитии ноосферы как интегрированной разумом человека самоорганизующейся природы.

1.3. Вехи и направления

В своем развитии наука движется от статической геометрической картины к описанию, в котором существенную роль играют эволюция и история.

И. Пригожин, Д. Кондепуди

Природа не подозревает о существовании законов природы и классификации изучающих ее наук. Она живет своей вечной жизнью. А человек формирует науки и формулирует законы природы для выполнения своего «предназначения» — осознания природы и своего места в ней.

Ученый-естественник может задать природе три вопроса: что? как? зачем? — причем физик или химик могут задать только первые два. «Что» — это предмет исследований, «как» — это каким образом этот предмет устроен, например, поваренная соль — это NaCl, кристалл которого представляет собой кубическую кристаллическую решетку. Биолог, медик или эколог могут задать еще и третий вопрос: зачем? или для чего? Естественен вопрос и зачастую очевиден ответ, зачем ноги, зачем руки, зачем обоняние и т. д. В этом заключается в нашем повседневном сознании отличие неживой и живой природы. Биологический смысл у живых систем появился исключительно как результат 3,5 млрд лет биологической эволюции. Спросить «зачем Луна?» может поэт, но не ученый. Она существует, не имея цели. Лукавый вопрос «зачем колесо телеге?» теряет в данном контексте смысл — колесо создано человеком. Как и всякая пограничная область знаний, опирающаяся на фундаментальные науки, экология изначально требует интегрированного, энциклопедического подхода от ее носителей, поскольку направлена на выяснение механизмов функционирования экосистем на всех уровнях биосферной иерархии.

Экология — наука интегральная, наука-акцептор, впитывающая достижения и подходы наук-доноров, фундаментальных естественных наук (биологии, физики, химии, геологии), а также математики, дополненных науками социально-экономического комплекса. Эти науки сформировались намного ранее экологии и являются в значительной степени самодостаточными. Становление экологии как науки прошло несколько этапов:

- многовековое накопление фактического материала как результат тесного общения человека с природой и его хозяйственной деятельностью;
- первые попытки систематизации собранных знаний, связанных с началом великих географических открытий, с колонизацией новых земель, и сопровождавшихся важнейшими открытиями в области ботаники, зоологии, палеонтологии;
- становление эволюционной теории;
- системный подход к исследованиям экосистем и формирование общей экологии как самостоятельной фундаментальной биологической науки;
- становление экологических направлений, учитывающих не только законы функционирования природных экосистем, но и весь спектр антропогенной деятельности, включая социальную и политическую направленность;
- формирование физико-химических, биохимических, биофизических, математических и синергетических основ экологии как интегральной науки.

На сегодняшний день из всех естественных наук экология становится наиболее социально востребованной и динамично развивающейся фундаментальной наукой. История наиболее значимых вех формирования классической экологии, кратко представленная ниже, наглядно это иллюстрирует [4–8].

В настоящее время первым экологическим источником считается эпическая поэма «Махабхарата» и «Рамаяна» (VI–IV вв. до н. э., Древняя Индия), в которой было дано описание образа жизни и места обитания около 50 видов животных. Однако первая попытка объяснения окружающего мира в терминах наблюдаемой природы, а не в образах мифологии принадлежит древнегреческому философу **Фалесу Милетскому** (655 – около 547 г. до н. э.), полагавшему, что все в мире возникает из воды, состоит из воды и превращается в воду. Другой греческий философ **Парменид** (около 540–480 гг. до н. э.) в поэме «О природе» развил учение о четырех вечных и неизменных элементах Жизни: огне, воздухе, воде и земле, из сочетания которых в различных пропорциях образуется все сущее, в том числе цикличность мирового процесса (биосферы). Впервые влияние окружающей среды (географические и климатические условия) на организм человека и образ его жизни было отмечено древнегреческим философом **Демокритом** из Абдер (Фракия) (около 460–361 гг. до н. э.), который даже причину происхождения жизни видел в специфических особенностях среды. Эту научную линию развил древнегреческий врач **Гиппократ** (460–377/356 гг. до н. э.), заложивший в том числе основы медицинской географии. Именно он впервые выдвинул тезис об определяю-

щем влиянии социально-экологических (в современном понимании) факторов на формирование телесных (конституция) и душевных (темперамент) свойств человека.

Со времен античного философа **Аристотеля** (384–322 гг. до н. э., Древняя Греция) физика включала в себя всю совокупность сведений о неживой и живой природе (греч. *physis* — природа). Ступени природы в его представлении: неорганический мир, растения, животные, человек. Аристотель в своих трудах («О частях животных», «Возникновение животных», «Описание животных») одним из первых рассмотрел животных в связи с их местообитанием.

Ученик Аристотеля и один из первых ботаников древности **Теофраст** (372–287 гг. до н. э., Древняя Греция) в книгах «Естественная история растений», «О причинах растений» описал естественные группировки растений, связанные с определенным местообитанием, типы деревьев, произрастающих в горной местности на разных высотах. Большое внимание в своих трудах он уделял влиянию внешней среды на живые организмы, и именно он впервые разделил покрытосеменные растения на жизненные формы: деревья, кустарники, полукустарники и травы с учетом зависимости от почвы и климата. Можно считать, что Теофраст заложил основы геоботаники. Позже Плиний Старший (79–23 гг. до н. э., Древний Рим) обобщил данные по зоологии, ботанике, лесному хозяйству в книге «Естественная история».

Римский врач и естествоиспытатель, теоретик античной медицины **Клавдий Гален** (129–200) впервые разделил функции мозга на чувствительные (сенсорные), интегративные и исполнительные (моторные). В своих трудах он всячески поддерживал воззрения Аристотеля и Гиппократов о влиянии климата на здоровье.

Окружающая нас природа на протяжении веков давала науке примеры сложного динамического поведения объединенных биосферой подсистем. Математическое моделирование в биологии исторически связано с описанием динамики популяций, эволюционного процесса, распространения эпидемий, биологических часов и т. д. Пожалуй, первым, кто применил метод количественного моделирования в биологии, был известный нам со школы математик **Леонардо Пизанский (Фибоначчи)** (1180–1240). Он впервые в Европе систематически изложил в «Книге абака» достижения арабской математики, и в 1202 г. предложил для описания размножения семьи кроликов числовую последовательность, где каждый член является суммой двух предыдущих (числа Фибоначчи: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34...).

Леонардо да Винчи (1452–1519) — величайший энциклопедист, художник и естествоиспытатель, автор первой конструкции летательного аппарата, взявшей за образец крыло летучей мыши, сделал безмерно много для анатомии. Он стал создателем продуктивного научного подхода для анатомов и физиологов о связи формы, структуры и функции органов. Без

сомнения, Леонардо да Винчи — основатель биомеханики, создавший классификацию мышц, учение о биомеханике скелета, кинематике скелетно-мышечных систем, биодинамике сердца, общей механики движения человека и лошади, полета птиц и т. д.

Швейцарский естествоиспытатель **Конрад Геснер** (1516–1565) основал первый естественно-исторический музей. Ему также принадлежит одна из первых попыток классификации растений: он разделил растительное царство, основываясь на признаках цветка и семени. В 1551–1587 гг. издал пятитомную «Историю животных», в которой, исходя из классификации Аристотеля, описал животных, в том числе и по признаку среды обитания.

Галилео Галилей (1564–1642) первоначально изучал медицину в Пизанском университете и только потом увлекся геометрией, механикой, астрономией, сочинениями Архимеда и Эвклида. Оставляя в стороне выдающиеся работы Галилея во многих областях науки, обратим внимание на одну тему, которую он затрагивает в «Диалоге о двух главнейших системах мира» (1632): изменение размеров системы изменяет ее свойства. Рассуждая о прочности балок зданий и костей, Галилей вводит в науку концепцию, весьма актуальную для современной биомеханики, биофизики и экологии как системной науки. Рассуждения касаются гипотетической «собаки»: если «галилеева собака» станет в 2 раза выше, то она станет в 8 раз больше, при этом прочность костей должна возрасти в 8 раз, но их сечение увеличится только в 4 раза. Поэтому нужны новые пропорции! Отмеченная в этом рассуждении несимметрия изменения масштабов не менее важна, нежели созданная Галилеем динамика, особенно для биологии и экологии. Примечательно, что дискуссия о физико-химической заданности размеров биомолекул, клеток, органов и целых организмов не стихает в научном сообществе и поныне. В ней затрагиваются проблемы морфогенеза и пропорций, проблемы диффузионных ограничений размеров клеток и органелл в соотношении со скоростями ферментативных актов и процессов биосинтеза, эффективностью внутриклеточного, внутримембранного и межклеточного массопереноса, электрической регуляции и т. д. И все это в дополнение к традиционной задаче теплообмена у организмов при разных соотношениях объем/поверхность.

Рене Декарт (1596–1650), известный также под латинизированным именем Картезий, выдающийся французский философ, математик, физик и физиолог, дал понятие координаты, функции, сформулировал закон преломления света, дал понятие силы и тогда еще неточную формулировку закона сохранения количества движения, ввел в научную практику представление о (безусловном) рефлексе. Стремление Декарта «рационально» объяснять явления природы на основании современных ему естественно-научных представлений приводило к неминуемым заблуждениям. Декарт занимался физиологией кровообращения, придерживаясь во многом взгля-

дов своего современника английского врача **Уильяма Гарвея** (1578–1657), автора «Анатомического исследования о движении сердца и крови у животных» (1628). Однако, если Гарвей считал, что кровь в организме перекачивается вследствие сокращения сердечной мышцы, то, согласно Декарту, кровь, нагреваясь в сердце, расширяется и распространяется по сосудам. Замечательное, знаменательное заблуждение! Еще не сформулированы законы термодинамики и нет представлений о тепловых и тепловых машинах. Но именно Уильям Гарвей в своей книге на основании введенной им вивисекции дал анатомо-физиологическое описание организма.

Английский химик и физик **Роберт Бойль** (1627–1691) впервые сформулировал научное определение химического элемента и положил начало химическому анализу — прародителю экомониторинга. В 1670 г. он поставил эксперимент по действию на организмы низкого атмосферного давления, в результате которого было выявлено, что наибольшей стойкостью к вакууму обладают водные, земноводные и пойкилотермные (не обладающие постоянной температурой тела) животные. Эта зависимость была объяснена образом их жизни, т. е. впервые была предпринята попытка объяснения взаимосвязи между физическими условиями среды обитания организмов и их адаптационным потенциалом.

Голландский физик **Кристиан Гюйгенс** (1629–1695), известный работами в области геометрической оптики и механики колебаний, написал книгу «Космотеорос», изданную в России по указу Петра Великого, в которой утверждал, что «жизнь есть космическое явление». С тех пор не затихают научные споры о возможности космического «привнесения» жизни на Землю. Также важно упомянуть создание Гюйгенсом теории связанных осцилляторов. Плавая на корабле, он заметил, что многочисленные маятниковые часы из его любимой коллекции синхронизуют со временем свою работу за счет слабых механических связей через деревянную перегородку. Это сугубо механическое наблюдение и сейчас представляется актуальным при рассмотрении взаимодействия биологических автоколебательных и автоволновых систем.

Микроскопия как метод применения физического прибора для изучения биологических объектов сформировалась в XVII в. Простой однолинзовый микроскоп (лупа с сильным увеличением) был известен уже в XV в. Овладев искусством шлифования оптических стекол, голландский естествоиспытатель **Антони ван Левенгук** (1632–1723) довел его увеличение до 300 крат и впервые описал мир микроорганизмов, в т. ч. бактерий, простейших, плесневых грибов, частей тел насекомых. Позже изучал гистологическую структуру капиллярных сосудов животных, строение нервных тканей и эритроцитов. В 1695 г. опубликовал первую книгу по микробиологии «Тайны природы».

Англичанин **Роберт Гук** (1635–1703), в дальнейшем усовершенствовавший микроскоп, известен как физик (изучал цветовые оптические эффекты в тонких масляных пленках и пузырьках), как теплофизик (установил постоянство для всех тел точек кипения и плавления), как создатель закона упругости для твердых тел, как выдающийся астроном. Кроме того, Гук известен выдающимся открытием в биологии — он впервые обнаружил клеточное строение организмов.

Систематические естественно-научные исследования начались в России со времени основания Петром I в 1725 г. Академии наук в Петербурге, структура и пути развития которой были продуманы великим немецким математиком и философом-идеалистом **Готфридом Вильгельмом фон Лейбницем** (1646–1716), привлеченным Петром I к созданию национальной академии. Он создал комбинаторику, заложил математическую логику. Лейбниц полагал, что его дифференциальное исчисление способно раскрыть секреты человеческой природы. В контексте зарождения основ экологии, наиболее интересным в его научном багаже нам представляется «Монадология», в которой автор излагал свои представления о структуре живого: все живое состоит из бесчисленных деятельных субстанций монад, находящихся между собой в гармонии (вспомним о нынешних представлениях относительно биомакромолекул и метаболических сетей!). И называл Лейбниц этот существующий гармоничный мир «наилучшим из всех возможных миров». Декарт, Ньютон и Лейбниц утверждали, что механические законы идентичны для живой и неживой природы.

Выдающийся шведский естествоиспытатель **Карл Линней** (1707–1778) впервые последовательно применил бинарную номенклатуру (1735) и построил самую удачную классификацию растений и животных. В 1749 г. опубликовал свою диссертацию под названием «Экономия природы», в которой утверждал, что для поддержания равновесия взаимоотношений организмов, кроме размножения, важно и их уничтожение/разрушение, так как гибель одного организма делает возможным существование других. Можно считать, он положил начало теории экологического равновесия экосистем. В 1760 г. он публикует диссертацию под названием «Общественное устройство природы», в которой сравнивает природу с человеческим обществом, живущим по определенным законам. Этот подход по праву можно назвать первым из известных науке синергетическим подходом.

Французский естествоиспытатель и член Петербургской АН **Жорж Луи Леклерк Бюффон** (1707–1788) написал 44-томную «Естественную историю» (1749–1804), где высказал представления о геологическом развитии земного шара и единстве строения органического мира. В отличие от Карла Линнея, он полагал, что виды изменяются под влиянием разнообразных факторов внешней среды и «гнета порабощения», т. е. одомашнивания и приручения. Как не вспомнить особенности формирования по-

пуляций в границах урбанизированных территорий, формирование культурных видов растений и т. д.

Петр Семенович Паллас (1741–1811) — русский естествоиспытатель, академик Петербургской АН, автор «Флоры России» (1784–1788), заложил основы классического описания животного и растительного мира в связи с климатическими и географическими условиями.

Михаил Васильевич Ломоносов (1711–1765), будучи последователем Ньютона и приверженцем его представлений о роли эфира в физических и физиологических процессах, попытался детализировать описание нервного импульса, рецепции и зрения на основе механической модели эфира. В «Слове о происхождении света» он описывает механическую модель эфира, состоящую из малых сфер, имеющих на своей поверхности зубцы, плотно сцепляющие соседние сферы при поворотах и вращении. При этом на движение этих эфирных частиц могут оказывать влияние молекулы различных веществ. «Ибо по механическим законам известно, — пишет Ломоносов далее, — что многие тысячи таких шаровых колес, когда они стоят в совместном сцеплении, непрерывно должны с одним повернутым внешнею силою вертеться, с остановленным остановиться и с ним купно умножить или уменьшать скорость движения. Таким образом, кислая материя, в нервах языка содержащаяся, с положенными на язык кислыми частицами сцепляется, перемену движения производит и в мозге оную представляет. Таким способом рождается обоняние. Так происходят химические растворы, спуски, кипение». Конечно, с позиций современной науки приведенное высказывание выглядит архаичным, однако даже при неимении «достаточного запаса опытов» в нем угадываются глубоко осмысленные, хотя и интуитивные, представления о фундаментальных свойствах биологических систем — циклических процессах, активных средах, автоволновых процессах, связанных с ними электрических взаимодействиях и т. д.

Жан Батист Ламарк (1744–1829) — выдающийся французский биолог, эволюционист и предшественник Ч. Дарвина. По предложению Ламарка в 1793 г. Королевский ботанический сад, где работал Ламарк, был реорганизован в Музей естественной истории, где он стал профессором по кафедре зоологии насекомых, червей и микроскопических животных. Ламарк стал таким же знатоком в области зоологии, каким был в области ботаники. Именно он в 1796 г. предложил термин «беспозвоночные». В 1815–1822 гг. выходит в свет 7-й труд Ламарка «Естественная история беспозвоночных», в котором он описал все известные в то время роды и виды беспозвоночных. Если Линней разделил их только на два класса (червей и насекомых), то Ламарк выделил среди них 10 классов. Современные исследователи, заметив, выделяют среди беспозвоночных более 30 типов. Но самым значительным трудом Ламарка стала книга «Философия зоологии» (1809), в которой он изложил свою теорию эволюции живого мира. Он создал первую

целостную концепцию эволюции живой природы (ламаркизм), основанную на изменчивости организмов непосредственно под влиянием среды как источника их эволюционного развития.

Ламаркисты в свою очередь создали научную школу, дополняя дарвиновскую идею отбора и «выживания наиболее приспособленного» более благородным, с «человеческой» точки зрения, «стремлением к прогрессу» в живой природе. Кроме ботанических и зоологических работ Ламарк издал ряд трудов по гидрологии, геологии и метеорологии. В «Гидрогеологии» (1802) Ламарк выдвинул принцип историзма и актуализма в трактовке геологических явлений. Не оценённая современниками, полвека спустя его теория стала предметом горячих дискуссий, которые не прекратились и в наше время.

В XVI–XVIII вв. получило развитие направление медицины, которое называлось «ятрофизикой» или «ятромеханикой» (греч. *iatros* — врач). Медики пытались объяснить все явления в здоровом и больном организме человека и животных на основании законов физики или химии. И тогда, и в последующие времена связь этих наук с биологией была теснейшей, вследствие чего вслед за ятрофизикой появилась и ятрохимия. **Санторио Санторио (Санториус, Санкториус)** (1562–1636), итальянский врач, профессор теории медицины университета в Падуе, развивавший представления ятрофизики, был современником Галилея, разделял его взгляды на необходимость количественного подхода в естественных науках, пытался использовать некоторые его изобретения в медицине. Санторио впервые ввел в медицинскую практику точные количественные измерения. Как медик он прославился кропотливыми многолетними (30-летними!) исследованиями явления баланса массы у пациентов в ходе жизнедеятельности. Тщательно их взвешивая, учитывая потребляемую пищу и выделения, он обнаружил флуктуации веса и, главное, что выделения организма в результате «неощутимого потения» превосходят все остальные вместе взятые. Санториус применил термоскоп Герона для измерения температуры больных, т. е. первый клинический термометр (1630).

Разделение наук о живом и неживом произошло относительно недавно. Термин «биология» был предложен всего 200 с небольшим лет назад [6], в 1802 г., (биология была выделена из общей науки о природе — физики) независимо и практически одновременно **Жаном Батистом Ламарком** и немцем **Готфридом Рейнхольдом Тревиранусом** (1776–1837). Заметим, что оба они получили образование в области биологии и медицины. Участие физики с ее мощными и глубоко разработанными теоретическими, экспериментальными и методологическими подходами в решении фундаментальных проблем естествознания неоспоримо, однако следует признать, что в историческом аспекте физики в большом долгу перед медиками, являвшимися образованнейшими людьми своего вре-

мени, чей вклад в создание фундаментальных основ классической физики воистину неоценим.

Один из основателей современной химии француз **Антуан Лоран Лавуазье** (1743–1794) вместе со своим соотечественником астрономом, математиком и физиком **Пьером Симоном Лапласом** (1749–1827) занимался калориметрией, разделом биофизики, который сейчас назвали бы биофизической термодинамикой. Лавуазье применил количественные методы, занимаясь термохимией, процессами окисления (горения). Основываясь на экспериментах, выполненных совместно с Лапласом (кормили мышей сахаром или сжигали его, показывая равенство тепловыделения), Лавуазье обосновывал представления о том, что не существует двух химий — «живой» и «неживой» — для неорганических и органических тел.

К числу великих наших предшественников, заложивших основы учения об электричестве, в том числе биоэлектричестве, следует, безусловно, отнести итальянского анатома **Луиджи Гальвани** (1737–1798), а также его соотечественника, физика **Алессандро Вольта** (1745–1827).

В связи с замечательными работами Гальвани по «животному электричеству» нельзя не вспомнить и имя известнейшего средневекового врача — физиолога австрийца **Фридриха Антона Месмера** (1733–1815), развивавшего представления о целительном «животном магнетизме», посредством которого, по его предположению, можно было изменять состояние организма, лечить болезни. Справедливости ради следует отметить, что и сейчас эффекты воздействия электрических магнитных и электромагнитных полей на живые системы во многом остаются тайной для фундаментальной науки. Проблемы остались, и не угасает интерес современных физиков и экологов к изучению воздействия внешних физических факторов на биологические системы.

Жан Батист Ж. Фурье (1768–1830) в 1822 г. в своем труде «Аналитическая теория тепла» предложил математическое описание распространения теплоты внутри твердого тела, или закон теплопроводности, гласящий, что поток теплоты пропорционален градиенту температуры. По сути, закон Фурье стал первым описанием необратимых процессов, столь характерных для открытых био- и экосистем.

Александр Фридрих Вильгельм Гумбольдт (1769–1859), крупнейший немецкий ученый, заложил основы новой науки — биогеографии (главным образом географии растений), где выделил 19 основных жизненных форм растений, основные группы растительных ландшафтов, установил закономерности вертикальной растительной зональности в горах и горизонтальных растительных зон на равнинах. Гумбольдт подробно изучил основные климаты северного полушария и составил карту изотерм полушария. Гумбольдт внес большой вклад в геофизику, вулканологию, гидрографию.

Карл Францевич Рулье (1814–1858), профессор Московского университета, основатель первой научной экологической школы. В своих многочисленных статьях, научных трудах и даже популярных изданиях он постоянно подчеркивает необходимость изучения животных в связи с условиями их обитания.

Герман Людвиг Гельмгольц (1821–1894), немецкий ученый, член-корреспондент Петербургской АН, автор фундаментальных трудов по физике, биофизике, физиологии, психологии. Впервые математически обосновал закон сохранения энергии и показал его всеобщий характер. Именно Гельмгольц впервые в работе «Исследование скорости распространения возбуждения в нервах» занялся изучением биологических одномерных автоволновых систем. Эта работа явилась своего рода открытием, так как до этого в научной среде было распространено мнение Ньютона о том, что скорость распространения нервного импульса бесконечно велика. Гельмгольц доказал обратное, измерив скорость импульса: для седалищного нерва лягушки она оказалась равной 25–30 м/с. Математическая модель этого процесса в середине XX в. была предложена А. Ходжкиным и А. Хаксли, исследовавшими гигантский аксон кальмара диаметром 1 мм (многokrратно превосходя диаметр нервных волокон наземных животных, он идеально подходил для исследований).

Якоб Молешотт (1822–1893) — немецкий физиолог и философ. Результаты его работ, равно как и работ его многочисленных учеников, большей частью изложены в начале им в 1855 г. исследовании о дыхании и дыхательных органах, об изменениях веществ в организме и т. д. Сочинения Молешотта пользовались большой популярностью в России в 1860-х гг. Самым значительным достижением Молешотта является высказанная им в 1852 г. идея биотического круговорота веществ.

Рудольф Клаузиус (1822–1888) в 1865 г. сформулировал две посылки термодинамики: энергия Вселенной постоянна и ее энтропия стремится к максимуму. Таким образом, было доказано, что процессы могут быть необратимы во времени, хотя в представлениях классической динамики, теории относительности и квантовой теории, динамические процессы могут быть обратимы, и однонаправленного движения времени для них не существует.

Уильям Томсон (1824–1907) (с 1892 г. за научные заслуги — барон **Кельвин**), автор многочисленных трудов по термодинамике, теории электричества и магнитных явлений и др., абсолютной шкалы температур, дал свою формулировку второго начала термодинамики. В престижнейшей энциклопедии *Dictionary of Scientific Biography* о нем сказано: «Наряду с Гельмгольцем в Германии он сыграл главнейшую роль... в создании... физики как науки в том виде, в каком она была известна в 1900 г.»

В связи с этим необходимо упомянуть о гениальном прозрении **Людвига Больцмана** (1844–1906), обосновавшим различие между обратимы-

ми и необратимыми процессами благодаря введению понятия энтропии или «стрелы времени» (последний термин позже был выдвинут А. Эддингтоном и И. Р. Пригожиным). Больцман дал статистическое определение энтропии в 1872 г. как меры неупорядоченности системы. Позже это вылилось в понимание энтропии как меры нехватки информации о состоянии системы.

В контексте данной книги особого внимания заслуживает выдвинутая **Альфредом Лотаром Вегенером** (1880–1930), немецким геофизиком, теория континентального дрейфа. Основная идея заключалась в следующем: в далеком прошлом все континенты на Земле были частью огромного материка, который он назвал Пангеей, а «сегодняшний» материк откололся от него 200 млн лет назад и продолжают «плыть» по поверхности ядра Земли. В настоящее время эта теория лежит в основе науки о Земле, однако в течение 50 лет ученый мир называл ее не иначе, как нелепой, архаичной и даже опасной. Столь негативная оценка была связана в основном с двумя обстоятельствами: во-первых, ее связью с теорией катастрофизма (геологическая концепция, выдвинутая в 1812 г. Ж. Кювье, согласно которой в истории Земли периодически повторяются события, изменяющие горизонтальное залегание горных пород, рельеф, флору и фауну), а во-вторых, тем обстоятельством, что Вегенер — астроном и метеоролог — воспринимался геологами и биологами как чужак. Подобно Дарвину, он объединил и развил догадки более ранних авторов. Например, Френсис Бэкон первым отметил совпадение континентальных контуров Южной Америки и Африки в своем великом труде «Новый Органон» (1620), а общую идею континентального дрейфа высказал голландский картограф Абрахам Ортелиус (1596), позже Х. Уэттстайн (1880) полагал, что океаны — это утонувшие материк. В результате работ Вегенера появилась всеобъемлющая цельная теория, имеющая непосредственное отношение к происхождению и эволюции видов.

Грегор Иоганн Мендель (1822–1884), биолог и ботаник, сыгравший огромную роль в развитии представлений о наследственности. Законы Менделя лежат в основании современной генетики. В 1847 г. стал священником. Самостоятельно изучал множество наук. В 1854 г. Мендель получил место преподавателя физики и естественной истории в Высшей реальной школе в Брюнне, не будучи дипломированным специалистом. Еще две попытки сдать экзамен по биологии в 1856 г. окончились провалом, и Мендель оставался по-прежнему монахом, а позже — аббатом Августинского монастыря.

Вдохновившись изучением изменений признаков растений, с 1856 по 1863 г. провел в монастырском саду серию опытов на горохе, в результате чего сформулировал законы, объясняющие механизм наследования — «Законы Менделя» (Опыты над растительными гибридами, 1910). Но работа не

вызвала интереса у современников. Впоследствии Мендель предпринял ряд попыток подтвердить это открытие на других биологических видах (ястребинке и пчёлах). Но ввиду неизвестных особенностей в то время механизмов оплодотворения результаты, полученные на горохе, не подтвердились. В результате великий учёный разуверился в своем открытии и закончил жизнь настоятелем монастыря. Только в начале XX в. с развитием представлений о генах была осознана вся важность «Законов Менделя».

Август Вейсман (1834–1914), немецкий зоолог и теоретик эволюционного учения. Отстаивал механистическое понимание жизненных явлений и отвергал ламаркизм, а с конца 1860-х гг. перешёл в основном к теоретическим исследованиям, посвященным защите, обоснованию и развитию учения Ч. Дарвина — неодарвинизма. Вейсман — автор теорий наследственности и индивидуального развития, неверных в деталях, но в принципе предвосхитивших современные представления о дискретности носителей наследственной информации и их связи с хромосомами, а также концепции о роли наследственных задатков в индивидуальном развитии.

Луи Пастер (1822–1895), величайший французский микробиолог и биохимик, учёный с чрезвычайно широким кругом интересов, заложил фундамент биотехнологии. Именно он доказал, что многочисленные болезни вызываются микроорганизмами, создал первые вакцины, разработал методики сохранения вина и пива, пастеризации, технологии шелковой промышленности во Франции и других странах, выполнил пионерские работы в области стереохимии. Сейчас спустя столетие после кончины Пастера стало понятно, что развитие им представления о симметрии и несимметрии на молекулярном уровне связаны с фундаментальными проблемами происхождения жизни, структуры и функционирования биомолекул, старения организмов — важнейшими проблемами современной биологии.

Петербургский академик **Карл Эрнст Бэр** (1792–1876), естествоиспытатель, один из учредителей Русского географического общества, основатель эмбриологии (установил сходство между эмбрионами высших и низших животных и последовательное появление в эмбриогенезе признаков типа, класса, отряда и т. д.). Кроме того, известен как автор закона зародышевого сходства и автор основ современной теории динамики популяций рыб: он сформировал представления о балансе между размножением и смертностью рыб в зависимости от наличия корма. С 1851 г. начинается ряд путешествий Бэра по России, предпринятых с практическими целями и вовлёкших Бэра, кроме географических и этнографических исследований, в область прикладной зоологии. Его «Каспийские исследования» в восьми частях весьма богаты научными результатами. Он сформулировал закон Бэра (1857) — правило, согласно которому в северном полушарии реки, текущие в любом направлении, подмывают правый берег (в южном полушарии — левый), что объясняется совместным действием кориолисовой силы и силы трения, вызывающими перенос вещества между берегами.

Нельзя обойти вниманием двух гениев физики: **Альберта Эйнштейна** (1879–1955), прославившегося работами в области теории относительности, автора основополагающих трудов по квантовой теории света, и датского ученого **Нильса Хендрика Давида Бора** (1885–1962), создателя теории атома на основе планетарной модели и квантовых представлений.

Оба серьезнейшим образом интересовались проблемой «живого» и соотношением законов живой и неживой природы. Эйнштейн в конце жизни говорил, что хотел бы заниматься биологией, ибо в ней можно задать вопрос «зачем?», тогда как в физике — нельзя. Биологические системы имеют существенную и принципиальную предысторию, сформировавшую «цель» для индивидуума, вида, биоценоза. Нильс Бор также утверждал, что «ни один результат биологического исследования не может быть однозначно описан иначе, чем на основе понятий физики и химии». Это означало, что биология, медицина, математика, химия и физика вновь после почти полуторавекового размежевания стали сближаться, в результате чего появились такие новые интегральные науки, как биохимия, физико-химия, биофизика.

Очень важное место в науке занимают открытия в области радиоактивных излучений. Эксперименты и исследования с использованием рентгеновских лучей, проведенные **Вильгельмом Конрадом Рентгеном (Рёнтгеном)** (1845–1923), немецким физиком и первым лауреатом Нобелевской премии по физике, помогли получить новые сведения о строении вещества, которые вместе с другими открытиями того времени заставили пересмотреть целый ряд положений классической физики. А имя одного из первооткрывателей радиоактивности — **Антуана Анри Беккереля** (1852–1908), французского физика, внесено в список величайших учёных Франции, помещённый на первом этаже Эйфелевой башни.

Нельзя обойти вниманием великую супружескую пару — **Марию Склодовскую-Кюри** (1867–1934), известного физика и химика польского происхождения, дважды лауреата Нобелевской премии по физике и химии, и **Пьера Кюри** (1859–1906), французского физика и лауреата Нобелевской премии по физике, открывших элементы радий и полоний.

Русская школа генетики славна многими великими именами.

Николай Константинович Кольцов (1872–1940) был выдающимся русским ученым. Под руководством М. А. Мензбира он провел глубокие исследования по сравнительной анатомии хордовых, одновременно размышляя о роли ионов в клетке и механизмах определяющих форму клетки. В 1917 г. для Кольцова был создан институт экспериментальной биологии на средства леденцовского научного сообщества. И наконец, в 1927 г. он опубликовал свое видение более 30 лет уже мучившей научное сообщество проблемы передачи генетических признаков. Кольцов был одним из основателей

генетики в России и первым разработал гипотезу молекулярного строения и матричной репродукции хромосом («наследственные молекулы»), предвосхитившую главные принципиальные положения современной молекулярной биологии и генетики (1928). Он утверждал, что признаки, передаваемые по наследству, определяются линейным расположением мономеров в полимерных молекулах, размножающихся по прицепу матриц.

Эта идея так бы и была забыта, если бы не ученик Кольцова **Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский** (1900–1981) (известный ныне как Зубр по роману Даниила Гранина), который вместе с физиком–теоретиком **Максом Дельбрюком** в Германии не начал экспериментальные исследования идеи Кольцова — определение частоты мутаций у дрозофил в зависимости от радиоактивного излучения. Ресовский внес фундаментальный вклад в несколько областей современной биологии: разработал основные понятия и общие принципы фенотипики, установил неравномерность возникновения прямых и обратных мутаций и разработал на этом примере количественные закономерности естественного мутационного процесса. Под влиянием Тимофеева–Ресовского Дельбрюк заинтересовался генетикой фагов. А после его эмиграции в США в аспирантуру к нему поступил орнитолог **Джеймс Дьюн Уотсон**, который вместе с английским биофизиком и генетиком **Френсисом Харри Комптоном Криком** (1916) и **Морисом Уилкинсом**, английским биофизиком (впервые получившим высококачественные рентгенограммы ДНК вместе с **Розалинд Франклин**), в 1953 г. создали пространственную модель ДНК, что позволило объяснить ее биологические функции и физико-химические свойства. В 1962 г. Уотсон, Крик и Уилкинс получили за эту работу Нобелевскую премию. Крик также придерживался гипотезы направленной панспермии. Вместе с **Лесли Е. Оргелом** он предположил, что микроорганизмы были перенесены в головной части беспилотного космического корабля, посланного другой (конечно же, высокоразвитой) цивилизацией и, попав в протоокеан, начали размножаться.

Кроме того, Тимофеев-Ресовский принял участие в создании основ современной радиационной генетики и количественной биофизики ионизирующих излучений, сформулировал совместно с физиками «теорию мишени» и «принцип попаданий». Установил влияние дозы излучения на интенсивность искусственного мутационного процесса, обнаружил явление радиостимуляции малыми дозами и осуществил биофизический анализ мутационного процесса. В последний период своего научного творчества Николай Владимирович перешел к более глобальной проблеме, которую он обозначил как «Биосферы и человечество».

Николай Иванович Вавилов (1887–1943), российский и советский учёный-генетик, ботаник, селекционер, географ, академик АН СССР, АН УССР и ВАСХНИЛ. Президент (1929–1935), вице-президент (1935–1940) ВАСХНИЛ, президент Всесоюзного географического общества (1931–1940),

основатель (1920) и бессменный до момента ареста директор Всесоюзного института растениеводства (1930–1940), директор Института генетики АН СССР (1930–1940). Организатор и участник ботанико-агронOMICеских экспедиций, охвативших большинство континентов (кроме Австралии и Антарктиды), в ходе которых выявлены древние очаги формообразования культурных растений. Создал учение о мировых центрах происхождения культурных растений. Обосновал учение об иммунитете растений (фитоиммунитете), которое помогает изучать эволюцию фитоиммунитета и выводить сорта сельскохозяйственных культур, более устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды. Под руководством Вавилова была создана крупнейшая в мире коллекция семян культурных растений. Внёс существенный вклад в разработку учения о биологическом виде. Открыл закон гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов, который позволил связать явление независимого появления сходных признаков в разных группах (параллелизм) с закономерностями внутривидовой изменчивости. Палеонтология множественными примерами подтвердила схожести путей эволюции в разных группах, развивавшихся параллельно.

В середине XX в. советские генетики **Николай Петрович Дубинин** (1907–1998) и **Александр Сергеевич Серебровский** (1892–1948) славно продолжили русскую генетическую школу, сформулировав гипотезу о делимости гена. Кроме того, Дубинин выявил комплементарность гена и опубликовал ряд важных научных работ по структуре и функциям хромосом, показав наличие в популяциях «генетического груза» — летальных и сублетальных мутаций, а Серебровский ввел понятие генофонда популяции и заложил основы геногеографии.

Август Вейсман (1834–1914) положил начало унификации генетики и естественного отбора. Теория Вейсмана абсолютно исключала любое наследование приобретенных характеристик — идею, вокруг которой велись длительные дебаты между двумя школами, неоламаркистами и неodarвинистами. Его акцент на других аспектах дарвиновской теории, особенно первичности роли естественного отбора, также вызывал горячие споры и вдохновлял других теоретиков пересмотреть свои позиции.

Томас Хант Морган (1866–1945), представитель менделевской школы был одним из основателей современной генетики. Первоначально выступал против дарвинизма и роли хромосом, но после детальных экспериментов убедился, что эволюция происходит в результате накопления незначительных мутаций, и принял дарвинизм.

Эволюционистские теории представлены в науке весьма фундаментально и разнопланово.

Чарльз Дарвин (1809–1882), выдающийся английский натуралист и путешественник, одним из первых осознал и наглядно продемонстриро-

вал, что все живые организмы эволюционируют во времени от общих предков. В своей теории, первое развёрнутое изложение которой было опубликовано в 1859 г. в книге «Происхождение видов» (полное название: «Происхождение видов путем естественного отбора, или Выживание благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь»), основной движущей силой эволюции Дарвин назвал естественный отбор и неопределённую изменчивость. Существование эволюции было признано большинством ученых ещё при жизни Дарвина, тогда как его теория естественного отбора — основное положение эволюции — стала общепризнанной лишь в 30-х гг. XX столетия. Идеи и открытия Дарвина образуют фундамент современной синтетической теории биологической эволюции, обосновывая логическое объяснение биоразнообразия. Последователи учения Дарвина развивают направление эволюционной мысли, носящее его имя (дарвинизм). Идеи Дарвина совершили переворот в биологии и подготовили почву для формирования экологии как науки. В 1858 г., в разгар написания труда «Происхождение видов», Ч. Дарвин получил письмо натуралиста **Альфреда Рассела Уоллеса** (1823–1913), основоположника зоогеографии, в котором автор независимо предложил эволюционный механизм, почти полностью совпадавший с теорией Дарвина. Кстати, именно Уоллес выступил с едкой критикой ламаркизма и ввёл в научный оборот термин «дарвинизм». 1 июля 1858 г. выдержки из трудов Дарвина и Уоллеса относительно естественного отбора были впервые представлены на чтениях в Линнеевском обществе широкой публике. Но в науке имя Уоллеса осталось в качестве термина «линия Уоллеса», определившего условную границу между радикально отличающимися австралийской и азиатской флорой и фауной соседствующих островов Борнео — Бали и Сулавеси — Ломбока.

Алексей Николаевич Северцов (1866–1936), русский биолог, основоположник эволюционной морфологии животных, создатель русской школы морфологов-эволюционистов. Его именем назван Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН СССР. Основные труды посвящены установлению закономерностей эволюции, проблемам онтогенеза. Применяв сравнительно-эмбриологический метод исследования, А. Н. Северцов собрал ценный фактический материал по историческому развитию позвоночных животных и обосновал гипотезу происхождения низших позвоночных. Дал ряд теоретических обобщений: наиболее известна его теория филоэмбриогенеза, согласно которой изменения органов, происходящие в эмбриональном развитии, являются причиной изменения этих органов у взрослых животных в процессе их эволюции. Разработал теорию о четырёх типах эволюционного процесса: ароморфоз, идиоадаптация, ценогенез, общая дегенерация. Считал, что единственной причиной филогенетических изменений является изменение среды. Предложил понятие о мультифункциональности органов.

основатель (1920) и бессменный до момента ареста директор Всесоюзного института растениеводства (1930–1940), директор Института генетики АН СССР (1930–1940). Организатор и участник ботанико-агрономических экспедиций, охвативших большинство континентов (кроме Австралии и Антарктиды), в ходе которых выявлены древние очаги формирования культурных растений. Создал учение о мировых центрах происхождения культурных растений. Обосновал учение об иммунитете растений (фитоиммунитете), которое помогает изучать эволюцию фитоиммунитета и выводить сорта сельскохозяйственных культур, более устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды. Под руководством Вавилова была создана крупнейшая в мире коллекция семян культурных растений. Внёс существенный вклад в разработку учения о биологическом виде. Открыл закон гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов, который позволил связать явление независимого появления сходных признаков в разных группах (параллелизм) с закономерностями внутривидовой изменчивости. Палеонтология множественными примерами подтвердила схожести путей эволюции в разных группах, развивавшихся параллельно.

В середине XX в. советские генетики **Николай Петрович Дубинин** (1907–1998) и **Александр Сергеевич Серебровский** (1892–1948) славно продолжили русскую генетическую школу, сформулировав гипотезу о делимости гена. Кроме того, Дубинин выявил комплементарность гена и опубликовал ряд важных научных работ по структуре и функциям хромосом, показав наличие в популяциях «генетического груза» — летальных и сублетальных мутаций, а Серебровский ввел понятие генофонда популяции и заложил основы геногеографии.

Август Вейсман (1834–1914) положил начало унификации генетики и естественного отбора. Теория Вейсмана абсолютно исключала любое наследование приобретенных характеристик — идею, вокруг которой велись длительные дебаты между двумя школами, неоламаркистами и неodarвинистами. Его акцент на других аспектах дарвиновской теории, особенно первичности роли естественного отбора, также вызывал горячие споры и вдохновлял других теоретиков пересмотреть свои позиции.

Томас Хант Морган (1866–1945), представитель менделевской школы был одним из основателей современной генетики. Первоначально выступал против дарвинизма и роли хромосом, но после детальных экспериментов убедился, что эволюция происходит в результате накопления незначительных мутаций, и принял дарвинизм.

Эволюционистские теории представлены в науке весьма фундаментально и разнопланово.

Чарльз Дарвин (1809–1882), выдающийся английский натуралист и путешественник, одним из первых осознал и наглядно продемонстриро-

Теория номогенеза. **Лев Семёнович Берг** (1876–1950), русский и советский зоолог и географ. Действительный член АН СССР, президент Географического общества СССР (1940–1950). Область научных интересов: ихтиология, география, теория эволюции. Берг известен как автор нашумевшей книги *«Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей»* (1922), в которой он развивал оригинальную концепцию эволюции. Представления теории номогенеза о том, что в основе мутационного процесса лежат определенные закономерности, ограничивающие возможное многообразие, в последствие были развиты в работах А. А. Любищева и С. В. Мейена.

Александр Александрович Любищев (1890–1972), энтомолог, специалист по одному из сложнейших подсемейств жуков-листоедов (*Chrysomelidae: Alticinae*) и защите растений. Известен благодаря своим работам по общим проблемам биологической систематики, теории эволюции и философии. В 1923 г. он ввёл представление о естественной системе, и полагал, что свойства организма всецело определяются его местом в этой системе. Прекрасный полемист, Любищев противодействовал торжеству идей Лысенко и его последователей, в частности, им был написан подробный и обширный труд «О монополии Т. Д. Лысенко в биологии» (издан в 2005 г.). Любищев был активным сторонником холизма, рассматривающего, согласно Гиппократу, человека как «микрокосм в макрокосме», т. е. как универсальную и единую часть окружающего мира. Со многими положениями холизма тесно связано понятие синергии.

Сергей Викторович Мейен (1935–1987), геолог, эволюционист, палеоботаник, доктор биологических и геолого-минералогических наук. Выдвинул принцип хронологической взаимозаменяемости признаков в стратиграфии и концепцию глобального флорогенеза, основанную на анализе всего ископаемого материала по наземным растениям. Автор наименований ряда ботанических таксонов.

Эрвин Симонович Бауэр (1890–1937), выдающийся советский биолог-теоретик. В 1935 г. переезжает из Германии в СССР, где в 1931 г. организует лабораторию общей биологии в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева, а в 1934 г. отдел общей биологии во Всесоюзном институте экспериментальной медицины (ВИЭМ). В 1937 г. Бауэр и его жена были арестованы и исчезли в ГУЛАГе. В своей главной книге «Теоретическая биология» Бауэр сформулировал принцип устойчивого неравновесия живых систем на основе биофизических аспектов направления движения энергии в живых системах. Кроме того, Бауэр заложил основы биологических ритмов, неразрывно связанных с пространственным строением и функциями живых клеток.

Значимое место среди теорий эволюции занимает эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ). Основные положения эпигенетической теории эволюции были сформулированы в 1987 г. М. А. Шишкиным на основе идей

И. И. Шмальгаузена и К. Х. Уоддингтона. В качестве основного субстрата естественного отбора теория рассматривает целостный фенотип, причём отбор не только фиксирует полезные изменения, но и принимает участие в их создании, при этом основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а эпигенетическая система — совокупность факторов, воздействующих на онтогенез. Отбор ведёт к стабилизации ряда последовательных онтогенезов, устраняя отклонения от нормы (морфозы) и формируя устойчивую траекторию развития (креод). Именно в преобразовании одного креода в другой в результате возмущающего воздействия среды и заключается, согласно ЭТЭ, эволюция.

Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963), советский биолог, зоолог, ученик А. Н. Северцова, теоретик эволюционного учения. В 1939–1948 гг. в Московском университете заведовал организованной им кафедрой дарвинизма МГУ им. М. В. Ломоносова, возглавлял Институт эволюционной морфологии АН СССР (ныне Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР). В 1920–1930 гг. сформулировал универсальный закон роста, базировавшийся на количественном анализе, и выработал методику определения константы роста, имевшую большое прикладное значение. Одновременно изучал развитие качественных признаков в онтогенезе и показал всю сложность и генотипическую обусловленность их формообразовательных взаимозависимостей. Он обогатил материалистическую теорию эволюции Ч. Дарвина разработкой проблемы целостности организма в индивидуальном и историческом развитии, введением теории стабилизирующего отбора и исследованием механизмов как эволюционного процесса, так и индивидуально-го развития в качестве авторегулируемых систем. Этими достижениями Шмальгаузен предвосхитил ряд положений кибернетики, с позиций которой он в 1950–1960 гг. изложил эволюционную теорию.

Михаил Александрович Шишкин (род. 1936). Окончил геологический факультет МГУ (1958), член редколлегий Трудов ССМПЭ (1974–1981), *Journal of Vert. Paleontology* (1992–1994), *Palaeontologica Polonica* (1996–ныне). Область интересов: эволюционная морфология позвоночных, теория эволюции, биостратиграфия.

Конрад Хэл Уоддингтон (1905–1975), английский биолог, член Лондонского королевского общества (1947). Окончил Кембриджский университет (1927). В 1933–1945 гг. преподавал эмбриологию там же, с 1946 г. — профессор генетики животных в Эдинбургском университете. В 1961–1967 — президент Международного союза биологических наук. Основные труды по эмбриологии, эволюционной генетике, теоретической биологии. Почётный член Американской академии искусств и наук (1960), Финской АН (1967).

Большой группе ученых в разное время удалось выстроить стройную систему синтетической теории эволюции. И по праву первым в этом спи-

ске стоит имя **Сергея Сергеевича Четверикова** (1880–1959), выдающегося русского биолога, генетика-эволюциониста, сделавшего первые шаги в направлении синтеза менделевской генетики и эволюционной теории Ч. Дарвина. Четвериков первым организовал экспериментальное изучение наследственных свойств у естественных популяций животных, что позволяет назвать его основоположником современной эволюционной генетики. В этой области С. С. Четвериков выступает как подлинный новатор, смотревший далеко вперед и определивший на многие десятилетия пути развития мировой биологической науки. Его работы, особенно основной труд «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», опубликованный в 1926 г., легли в основу синтетической теории эволюции (СТЭ).

Позже СТЭ была развернута в работах целой плеяды ученых:

Джулиан Сорелл Хаксли (1887–1975), английский биолог, эволюционист и гуманист, политик, один из основателей Всемирного фонда дикой природы. Джулиан Хаксли являлся не только одним из создателей СТЭ, но и сыграл значительную роль в ее популяризации.

Джон Бёрдон Сандерсон Холдейн (1892–1964), сэр **Рональд Эйлмер Фишер** (1890–1962) и **Сьюэл Грин Райт** (1889–1988), английские биологи и эволюционисты, создали математический аппарат популяционной генетики в рамках СТЭ — математическую теорию дрейфа гена и сцепления наследственных факторов. Кроме того, они занимались исследованиями в области молекулярной и биохимической генетики, исследовали количественную сторону естественного и искусственного отбора, рассмотрели популяцию как элементарную единицу эволюционного процесса. Именно **Рональд Фишер** был одним из первых авторов современного синтеза. Его монументальная работа «Генетическая теория естественного отбора» считается классической в области эволюционной биологии. Фишер использовал статистический анализ генетических факторов в популяциях, и в процессе этого изобрел много новых и полезных статистических методов.

Работы американского биолога **Эрнста Майра** (1904–2005), в особенности «Систематика и происхождение видов» (1942), оказали существенное влияние на развитие СТЭ. Его работа по изучению динамики популяции и видообразования на геномном уровне сделала Майера одним из создателей современного синтеза. Он также усовершенствовал таксономию, основываясь на эволюционном родстве, и определил понятие видов в генетических терминах.

Джордж Симпсон (1902–1984) был единственным палеонтологом, который участвовал в развитии современного синтеза. Его работа с окаменелостями млекопитающих привела к мысли о необходимости их более детальной классификации; многие элементы данной классификации все еще используются сегодня.

Уильям Дональд Гамильтон (1936–2000), биолог, автор классического решения проблемы поведения стадных животных. Он был среди первых, кто признал генетическую основу естественного отбора. Гамильтон использовал эту точку зрения для решения очевидного парадокса альтруизма и самопожертвования, наблюдавшихся среди семейств некоторых видов животных. Позже он заинтересовался паразитами и их влияния на эволюцию организмов-хозяев. Он также придерживался теории, что вирус СПИ-Да распространился в результате испытания вакцины полиомиелита в Африке. Уильям Гамильтон скончался от малярии после экспедиции в Конго.

Джон Мейнард Смит (1920–2004), известный эволюционист. Подробно рассмотрел парадокс, которому дал название «двойная цена пола» (*two-fold cost of sex*), суть которого состоит в том, что при прочих равных условиях бесполое размножение (или самооплодотворение) ровно в два раза эффективнее, чем перекрестное оплодотворение с участием самцов. Иными словами, самцы обходятся популяции непомерно дорого, а «отказ» от них дает немедленный и очень значительный выигрыш в скорости размножения. Развил теорию игры и ее применение к эволюционной теории, особенно в области моделирования развивающихся популяций и поведения животных — концепция эволюционно-устойчивой стратегии (ESS — Evolutionarily Stable Strategy) как главного фактора в определении поведения животных.

Стивен Джей Гоулд (род. 1941) и **Нильс Элдридж** (род. 1943), американские палеонтологи, авторы теории прерывистого равновесия, согласно которой большая часть эволюционных изменений происходит за небольшие промежутки времени по сравнению с гораздо более длительными периодами эволюционной стабильности. Хотя Гоулд и Элдридж до сих пор отстаивают свою точку зрения, они все же согласны с тем, что прерывающееся равновесие фактически является видом естественного отбора, и не является радикально иной концепцией. Джей Гоулд был активным противником креационизма, особенно введения его в школьные образовательные программы в Америке.

Эдвард Уилсон (род. 1929), американский ученый, энтомолог и этолог, один из создателей концепции социобиологии и эволюционной психологии, крупнейший современный американский мирмеколог: главным предметом его исследования были муравьи и их жизнь в колониях. Эдвард Уилсон внес большой вклад в современную теорию экосистем. Его классическая книга «Социобиология» дала начало развитию эволюционной психологии. Уилсон также известен не только как известный теоретик эволюции, но и как блестящий автор. В последние годы Эдвард Уилсон стал активным противником разрушения окружающей среды, акцентируя внимание на сохранении биологического разнообразия.

Роберт Трайверс (род. 1941), биолог. Наиболее широко известен его труд по теории «эгоистичного гена», особенно развития «взаимного аль-

трузма» и условий, необходимых для его появления. Он также работал над проблемами передачи родительских признаков, семейственного отбора, конфликта между генетическими интересами родителей и потомков и социального поведения животных. В настоящее время Роберт Трайверс ведет работы по изучению конфликта интересов генов внутри генома, а также эволюционных основ проблемы самообмана.

Мотоо Кимура (1924–1994), японский биолог, автор нейтральной теории молекулярной эволюции. Развивая эту теорию, Кимура объединил теоретическую популяционную генетику (разработанную Фишером, Холдейном и Райтом) с данными молекулярной эволюции и предположил, что случайный дрейф выступает важнейшим фактором изменения генных частот в популяции. Эта теория принесла Кимуре громкую славу и за пределами популяционной генетики, сделав его одним из известнейших эволюционистов. Кроме того, Кимура известен в генетике благодаря введению прогрессивного использования диффузных уравнений для расчёта вероятностей закрепления полезных, вредных и нейтральных аллелей.

Герберт Спенсер (1820–1903), английский философ и социолог, один из родоначальников эволюционизма, идеи которого пользовались большой популярностью в конце XIX в., основатель органической школы в социологии; идеолог либерализма. Его социологические взгляды являются продолжением социологических воззрений Сен-Симона и Конта, определённое влияние на развитие идеи эволюции оказали Ламарк и К. Бэр, Смит и Мальтус.

В 1852, за семь лет до публикации «Происхождения видов» Ч. Дарвина, Спенсер написал статью «Гипотеза развития» (*The Development Hypothesis*), в которой излагалась идея эволюции, во многом следовавшая теории Ламарка и К. Бэра. Впоследствии Спенсер признал естественный отбор как один из факторов эволюции (он автор термина «выживание наиболее приспособленных»). Ключом к его системе объединённой науки является работа «Основные начала» (1862), в которой утверждается, что «непознаваемое» выходит за пределы научного исследования, а излагается космическая теория эволюции (теория прогресса), которую Спенсер считает универсальным принципом, лежащим в основе всех областей знания и их суммирующим. Отправляясь от фундаментальных законов физики и идеи изменения, Спенсер приходит к пониманию, что в конечном итоге всякая «вещь» достигает состояния «полной адаптированности» к своему окружению, поскольку адаптация — это «не случайность, а необходимость», однако такое состояние неустойчиво. Поэтому последняя ступень в эволюции есть первая ступень в процессе «рассеяния», за которым, после завершения цикла, вновь следует эволюция. Таким образом, Спенсер положил начала волновой теории развития систем.

Кроме того, Спенсер — основатель «органической школы» в социологии. Общество, с его точки зрения, — эволюционирующий организм,

подобный живому организму. Согласно его воззрениям, общества могут организовывать и контролировать собственные процессы адаптации, и тогда они развиваются в направлении милитаристских режимов, а в результате свободной и пластичной адаптации — в промышленно развитые государства. Согласно его теории, существуют три типа эволюции общества: военный, промышленный и выживание и процветание слабейших, т. е. людей с низшими интеллектуально-моральными качествами, что неизбежно приводит к деградации всего общества.

Однако именно ему принадлежит столь широко цитируемое изречение: «Каждый человек волен делать то, что желает, если не нарушает при этом равную свободу любого другого человека».

Николай Николаевич Воронцов (1934–2000), советский учёный-зоолог, эволюционист, эколог и генетик, 1-й министр природопользования и охраны окружающей среды СССР. Область научных интересов: систематика млекопитающих, генетические методы в систематике, кариосистематика, зоогеография, эволюционная морфология, теория эволюции, история науки. Основной вклад в науку: открытие хромосомного видообразования, применение в систематике млекопитающих хромосомного, генетического и некоторых молекулярно-биологических методов, открытие неравномерности темпов эволюции органов одной системы и формулировка принципа компенсации функций.

Александр Леонидович Чижевский (1897–1964), получивший среди прочих медицинское образование в Московском университете, много лет занимался исследованиями по проблеме влияния космофизических процессов на земные, т. е. гелиобиологический, влиянием аэроионов на живые организмы и биофизикой эритроцитов. Его книга «Физические факторы исторического процесса» так и не вышла в печать, несмотря на старания П. П. Лазарева, наркома просвещения Луначарского, Н. К. Кольцова и других. В 1939 г. Чижевский был заочно избран почетным президентом первого международного биофизического конгресса в Нью-Йорке, в 1942 г. арестован, и в заключении вел исследования формы и агрегации эритроцитов. Фактически Чижевский стал основателем гелиобиологии и хронобиологии, многих научных направлений, связанных сегодня с изучением воздействия аэроионов, слабых электромагнитных полей на живые организмы, космофизических воздействий. Вспоминая Чижевского, справедливо заметить, что и выдающийся русский поэт **Валерий Брюсов** (1873–1924), автор вышедшей в 1918 г. книжки «Время — мера мира», также очень интересовался формированием исторических периодичностей.

Особо следует выделить ряд основоположников важнейших научных гипотез о происхождении жизни.

Сванте Аррениус (1859–1927), шведский физикохимик, автор теории электролитической диссоциации и нобелевский лауреат (1903), также известен тем, что выдвинул теорию панспермии (семена повсюду), гипотезу о по-

всеместном распределении во вселенной зародышей живых существ. Гипотеза утверждала, что жизнь не могла зародиться на Земле (действие «принципа Реди») и была привнесена из космоса. Эта теория существовала со времен Аристотеля, если не раньше. В толковании Аррениуса она гласила, что рассеянные в мировом пространстве зародыши, так, например, споры микроорганизмов, переносятся с одного космического тела на другое с помощью метеоритов или под действием давления света. Идею направленной панспермии высказывал также **Джон Бердон Сандерсон Холдейн** (1862–1964).

Александр Иванович Опарин (1894–1980) в 1917 г. окончил Московский университет, работал на кафедре физиологии растений. Являлся одним из организаторов и директором Института биохимии АН СССР (1946). В 1922 г. сформулировал естественно-научную, или, как тогда говорили, «материалистическую» теорию происхождения жизни, — возникновения клеток из коллоидных капель — коацерватов (лат. *coacervatio* — накопление) в «первичном бульоне» океана. Сам термин был предложен **Бунгенберг де Йонгом**.

Знаменитый эксперимент, поставленный в 1953 г. **Стенли Ллойдом Миллером** (1930–2007), дипломником **Гарольда Клейтона Юри** (1893–1981), Нобелевская премия по химии за выделение изотопа водорода дейтерия (1934), заключался в попытке воспроизвести синтез простейших биоорганических соединений при воссоздании условий, существовавших на «заре творения» биосферы на древней Земле. Тогда Миллер получил степень бакалавра наук в Калифорнийском университете в Беркли, где обучался у Юри. В 1983 г. он был удостоен медали Опарина.

Эксперимент показал, что органические соединения (в том числе аминокислоты) теоретически могли формироваться из неорганических соединений в условиях древней Земли. Жизнь вокруг нас основана на атомах углерода, водорода, азота и кислорода, а также фосфора и серы. В протомосфере также присутствовали CH_4 , CO , CO_2 , N_2 , H_2 , NH_3 и H_2S . Для нее были характерны электрические бури, ионно-молекулярные реакции в атмосфере и достаточно сильная радиация. Атмосфера первозданной Земли не имела озонового экрана, задерживающего солнечный ультрафиолет. Опыт заключался в следующем: в закрытой колбе находились необходимые элементы, смесь химических соединений, которые могли образоваться в результате абиогенного синтеза на космохимической стадии развития Земли: метан, аммиак, вода. Колбу подвергали кипячению с тем, чтобы ускорить циркуляцию газов, и подвергали действию электрических разрядов. Через неделю стенки колбы оказались покрыты слоем простых органических соединений, в том числе аминокислот глицина и аланина. Это открытие стало революцией в науке. опыты ставили, вновь и вновь корректируя состав исходных компонентов и варьируя физические факторы. Было доказано, что в первичном океане могли возникнуть предпосылки возникновения живого физико-химическим путем.

Необходимо вспомнить выдающегося физика-теоретика австрийца **Эрвина Шрёдингера** (1887–1961), чье имя неразрывно связано с созданием волновой механики, сформулировавшего ее основное уравнение (уравнение Шрёдингера), ставшим почетным членом АН СССР (1934). Шрёдингер читал лекции по теоретической биологии в университете Дублина, основывал свои взгляды на представлениях об аperiодических кристаллах, термодинамике и матричной концепции, полагая, что последняя является общепризнанной. Эти свои мысли он изложил в книге «Что такое жизнь? С точки зрения физика», во многом определившей основные идеи теоретической биологии и биофизики. На эту книгу биолог Дж. Холдейн опубликовал в *Nature* статью, в которой написал, что концепция не признана и принадлежит великому русскому биологу Н. К. Кольцову.

Колебательное поведение биологических систем всех уровней, известное с незапамятных времен, занимало умы не только биологов, но также физикохимиков и физиков. Обнаружение в XIX в. колебаний в ходе химических реакций впоследствии привело к появлению первых аналоговых моделей, таких как «железный нерв», «ртутное сердце». Один из основателей физической химии, лауреат Нобелевской премии 1909 г., член-корреспондент Петербургской АН, немецкий ученый **Вильгельм Фридрих Оствальд** (1853–1932) отметил необычайное внешнее сходство реакции растворения железной проволоки в азотной кислоте и динамики распространения нервного возбуждения. Одной из моделей «ртутного сердца», описанной в 1903 г. соотечественником и коллегой Оствальда, также членом-корреспондентом Петербургской АН **Георгом Бредигом** (1868–1944), явилась пульсирующая ртутная капля, на поверхности которой происходило периодическое образование и растворение пленки окисла. Наблюдающиеся при этом волновые движения поверхности капли внешне поразительно напоминали биение сердца.

Подобные модели имели сугубо феноменологический характер, причем было неясно, могут ли пороговые и колебательные явления быть описаны моделью, основанной на законе действующих масс. В серии работ 1910–1920 гг. **Альфред Дж. Лотка** развил математическую модель, основанную на законе действующих масс, включающую одну автокаталитическую реакцию и способную описать затухающие колебания. Небольшие изменения в модели позволили описать автоколебательную реакцию. Затем он описал модифицированную модель с двумя автокаталитическими стадиями и использовал ее уже не только для описания химических, но и популяционных колебаний в системе «жертва—хищник». Эти работы в то время оставались малоизвестными, и в 1931 г. итальянский математик **Вито Вольтерра** (1860–1940) независимо предложил и исследовал подобную же модель, которая и до настоящего времени остается базовой при описании эколого-популяционных взаимодействий. Заметим, что в те же годы

появились экспериментальные работы, ставившие своей задачей проверку применимости модели в биологии.

Так микробиолог академик **Георгий Францевич Гаузе** (1910–1986) в 1936 г. опубликовал работу по исследованию колебаний численности популяций у простейших. Он исследовал проблемы экологии, эволюционной теории и цитологии, разработал основы современного учения об антибиотиках. Принцип конкурентного исключения Гаузе определил важность трофических связей как основного пути для потоков энергии через природные системы.

В 1955 г. бельгийский физикохимик **Илья Романович Пригожин** (1917–2003) показал, что в открытой системе колебания возможны около стационарного состояния, достаточно удаленного от термодинамического равновесия: колеблется только величина скорости производства энтропии, а ее знак всегда остается положительным. Крайне важный критерий сопряжения энергетических потоков и массопереноса в системах с разной степенью симметрии был сформулирован в принципе Кюри—Пригожина в конце 1940-х гг., а несколько позже Пригожиным было показано, что стационарные состояния систем при определенных ограничениях характеризуются минимальным производством энтропии. В 1977 г. он был удостоен Нобелевской премии по химии за развитие неравновесной термодинамики, особенно за теорию диссипативных структур.

Значительная удаленность систем от состояния термодинамического равновесия приводит к возникновению совершенно нового динамического поведения систем: могут возникать зависящие от рассеяния энергии диссипативные пространственные структуры, активные сосредоточенные системы могут обретать колебательные режимы, распределенные — автоволновые. В соответствующих разделах курса эти явления будут рассмотрены подробно. Отметим только, что развитию этого раздела биофизики в значительной мере способствовало открытие в 1951 г. **Борисом Павловичем Белоусовым** (1893–1970) колебательной реакции. Научное сообщество не восприняло работу Белоусова, объявив, что подобная реакция невозможна, и не потрудившись проверить утверждение замечательного химика в лаборатории. Так бы эта работа и была забыта, если бы не профессор кафедры биофизики физфака **Симон Эльевич Шноль**, изучавший периодические процессы в биохимических системах. По инициативе и при участии Шноля, впервые колебательная реакция была осуществлена в МГУ. Экспериментально и теоретически реакция была исследована выпускниками кафедры **А. М. Жаботинским**, **В. А. Вавилиным**, **А. Н. Заикиным** (сейчас реакция называется «колебательная реакция Белоусова — Жаботинского» или *BZ-reaction*). И хотя эта реакция была не первой известной колебательной (автоволновой) реакцией, и далеко не последней из открытых, именно она, вследствие своей относительной простоты и наглядности, стимулировала множество исследований, связанных с представлениями об

активных средах, колебаниях и автоволновых процессах в биологических (биохимических) системах, о биологических часах, явлениях самоорганизации — морфогенеза, в частности, и т. д.

В 20–40-е гг. XX века в ходе изучения процессов материально-энергетического обмена в биосфере и становления общей экологии как самостоятельной науки формировался новый интегральный подход к исследованиям локальных и глобальных экосистем.

Последовательным сторонником термодинамической специфики живых организмов был советский биолог, венгр по происхождению **Эрвин Симонович Бауэр** (1890–1942). Главный его труд «Теоретическая биология», вышедший в Москве в 1935 г., основан на представлении об особом состоянии молекул «живого белка». И сама жизнь является следствием этого «устойчиво неравновесного» состояния молекул. Основная концепция Бауэра формулируется следующим образом: «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях». Сейчас очевидно заблуждение Бауэра относительно того, что «только живые системы» неравновесны, термодинамически неравновесными могут быть и физические и химические системы. Однако в целом, применительно к биологии, принцип устойчивого неравновесия позволил Бауэру создать стройную теоретическую систему, которая следствием основного постулата имела обмен веществ и ассимиляцию, раздражимость, деление клеток, их рост и старение. Фактически Бауэр в части своих рассуждений устойчивое неравновесие организмов рассматривает как следствие их термодинамической открытости, из-за чего происходит удаление живых систем от равновесия (в основе — циклический процесс с обратными связями первоначального «падения» системы из неравновесного состояния и последующего процесса «деградации пищи»). Замечательно, что Бауэр сформулировал свой принцип ранее 1935 г., тогда как энергетическое сопряжение как основа биотермодинамики было осознано лишь после работ 1939–1941 гг.

Значительное число ферментативных реакций включает сопряжение двух или более процессов, энергодонорных и энергоакцепторных, связывающих разные химические превращения или химические превращения с процессами переноса. В случае когда энергетически невыгодно независимое спонтанное протекание всех этих процессов, а сопряженное — возможно, для описания систем, незначительно удаленных от термодинамического равновесия, используются линейные феноменологические соотношения. Они были предложены в 1931 г. американским физикохимиком норвежского происхождения **Ларсом Онзагером** (1903–1976), разработавшим основу теории необратимых химических процессов (теорема Онзагера) и удостоенным в 1968 г. Нобелевской премии. Теория Онзагера

(1931) позволила выявить важные общие соотношения в неравновесной термодинамике в линейной области вблизи состояния равновесия.

Научные разработки в области экологии всегда были представлены очень широким спектром исследований.

Известный французский зоолог **Исидор Жоффруа Сент-Илер** (1805–1861). Именно его, а не Геккеля К. Ф. Рулье считал основоположником экологии. Ему принадлежит заслуга практического применения зоологии в области акклиматизации и исследование вопроса о происхождении домашних животных.

В 1863 г. в США опубликована книга одного из выдающихся американских палеонтологов XIX в. **Отниела Чарльза Марша** (1831–1899) «Человек и природа, или О влиянии человека на изменения физико-географических условий природы», где впервые было сконцентрировано внимание на изменениях, которые вносит в природу антропогенная деятельность.

Немецкий гидробиолог **Карл А. Мёбиус** (1825–1908) в своей небольшой работе «Устрицы и устричное хозяйство» (1877) вводит термин «биоценоз». Это положило начало экосистемным (биоценологическим) исследованиям.

Австрийский ученый **Эдуард Зюсс** (1831–1914), один из самых выдающихся современных геологов, привёл в стройную систему важнейшие формы земной поверхности и установил закономерную связь современного распределения морей, океанов, материков и горных цепей с геологической историей земли (*Das Antlitz der Erde*, 1883–1888). В истории экологии он остался как автор понятия «биосфера».

Впервые термин «экология» в его современном понимании прозвучал в книге «Всеобщая морфология организмов» (1866) немецкого биолога и эволюциониста **Эрнста Геккеля** (1834–1919). Этот труд был «наваян мuzzyкой» идей Дарвина. Опираясь на эту теорию и на данные эмбриологии, Геккель сделал попытку дать рациональную систему животного царства, основанную на филогении животных (т. е. происхождении различных групп животных одних от других). Ему принадлежит мысль о существовании в историческом прошлом формы, промежуточной между обезьяной и человеком, что было позже подтверждено находкой на о. Ява останков питекантропа. В настоящее время установлено, что у человека и современных обезьян был общий предок. Геккель разработал теорию происхождения многоклеточных (теория гастролы) (1866). В настоящее время эволюционисты наряду с теорией гастролы рассматривают теорию фагоцителлы, предложенную И. И. Мечниковым. Особенное внимание обратил на важное значение истории развития индивидуального, или онтогенеза, для вопроса о происхождении самого вида или его филогении. Он сформулировал биогенетический закон, согласно которому каждый вид повто-

ряет свою эволюционную историю в ходе эмбриологического развития (филогенез в онтогенезе).

В 1899 г. американский геоботаник **Генри Коулс** выдвигает идею о сукцессиях (сменах видов) растительного покрова с течением времени. А теорию сукцессии детально разработал его соотечественник **Фредерик Клементс** в 1916 г. Он пришел к выводу, что основным фактором, определяющим состав устойчивого климаксного сообщества, является климат и что в данных климатических условиях может существовать только одно климаксное сообщество.

Виктор Эрнест Шелфорд (1877–1968), американский специалист в области эколого-физиологической биогеографии животных, основные научные работы посвятил теории и терминологии биоценологии. Изучая влияния климата на сообщества, он впервые описал природу Северной Америки с экологической точки зрения и ввел понятия «экологический оптимум» и «экологическая валентность».

Особого внимания заслуживает великий геохимик, биолог и эколог **Владимир Иванович Вернадский** (1863–1945), основатель геохимии, биогеохимии, радиогеологии. Вернадский основал биогеохимическую лабораторию (1929), ныне ставшую Институтом геохимии и аналитической химии РАН им. Вернадского, и является автором трудов по философии естествознания и науковедению. Вернадский первым предложил комплексный подход к изучению окружающей среды, основывающийся на взаимодействии биологии, геологии, химии. Вернадский фактически заложил научные основы существования экологии как отдельной науки, так как до него экология была представлена только природопользованием и ресурсоохранным направлениями. Кроме того, в литературе за Вернадским закрепилось авторство понятия «ноосфера».

В действительности понятие «ноосфера» ввел французский философ **Эдурд Леруа** (1870–1954). Друг и единомышленник П. Тейяра де Шардена, Леруа создал эволюционную концепцию, в которой попытался согласовать католические догматы с фактами, накопленными палеонтологией и антропологией, и новейшими открытиями в биологии. Исходя из бергсоновской идеи жизненного порыва, считал, что с появлением человека как носителя разума эволюция биосферы приобрела качественно новый характер, а именно — переход от биосферы к ноосфере, сфере разума. Леруа разрабатывал концепцию ноосферы совместно с П. Тейяром де Шарденом и впервые употребил в конце 1920-х гг. термин «ноосфера».

Пьер Тейяр де Шарден (1881–1955), французский теолог и философ, священник иезуит и один из создателей теории ноосферы. Внес огромный вклад в палеонтологию, антропологию, философию и католическую теологию создал своего рода синтез католической христианской традиции и современной теории космической эволюции. Он, к сожалению, не оставил

после себя ни школы, ни прямых учеников, но его концепция ноосферы оказала огромное влияние на развитие современной науки.

Владимир Николаевич Сукачев (1880–1967), советский ботаник, географ и лесовед, один из основоположников биогеоценологии, создатель геоботанической школы в СССР, академик АН СССР. Ввел понятие «биогеоценоз», трактуя его как единую термодинамическую систему.

Станислав Семенович Шварц (1919–1976), советский зоолог, академик АН СССР. Сфера научной деятельности в области теоретической экологии: обосновал представления об экологических механизмах эволюции животных, разработал теорию управления начальными этапами эволюционного преобразования популяций животных.

Леонтий Григорьевич Раменский (1884–1953), русский ботаник, геоботаник, эколог растений и географ. Он был одним из основоположников учения о морфологии географического ландшафта, согласно которому географический ландшафт — территория, однородная по своему происхождению и истории развития, обладающая единым геологическим фундаментом, однотипным рельефом, общим климатом, единообразным сочетанием гидротермических условий, почв, биоценозов и закономерным набором морфологических частей. Раменский считал, что растительность — это непрерывная мозаика популяций видов растений, связанных условиями среды, а потому каждый вид индивидуально распределён в пространстве и реагирует на изменение среды обитания. Работы Раменского по теории фитоценозов получили широкое признание.

Английский ботаник **Артур Тенсли** (род. 1935) ввел понятие экосистемы. В результате объектом изучения формирующейся общей экологии стали не только отдельные виды и популяции, но и экосистемы. С этого времени в общей экологии четко выделились два направления — аутоэкология и синэкология. А в 1942 г. американский ученый **Раймонд Линдеманн** изложил основные методы расчета энергетического баланса биологических процессов в экосистемах, что сделало экосистемные исследования одними из основных направлений в экологии.

Владимир Николаевич Беклемишев (1890–1962), советский зоолог, действительный член АМН СССР (1945), заслуженный деятель науки РСФСР (1947), профессор кафедры зоологии и сравнительной анатомии МГУ. Разработал основные понятия биоценологических взаимоотношений между животными суши.

Особое место в области становления экологии как системной науки принадлежит Н. Н. Реймерсу и Н. Н. Моисееву.

Советский ученый-теоретик **Николай Федорович Реймерс** (1931–1993) на базе биологии и науки о системах представил общую экологию как вершину естествознания, связанную с актуальными проблемами цивилиза-

ции. Тремя основными работами, в которых подведен итог многолетним теоретическим и практическим изысканиям Реймерса, стали словарь-справочник «Природопользование» (1990), «Популярный биологический словарь» (1991) и монография «Надежды на выживание человечества. Концептуальная экология» (1992; переизд., 1994). В последней книге, впервые в русскоязычной литературе, он дал формулировки и систематизировал более 200 экологических законов, правил и принципов.

Никита Николаевич Моисеев (1917–2000), видный советский учёный в области общей механики и прикладной математики, академик АН СССР (1984) и РАСХН (1985), почётный член Российской академии естественных наук (РАЕН), член Международной академии астронавтики (Париж), президент Российского отделения «Зеленого креста», президент Российского национального комитета содействия Программе ООН по охране окружающей среды, президент Международного независимого эколого-политологического университета (МНЭПУ) (1984–2000), главный редактор журнала «Экология и жизнь» (1995–2000). Основатель и руководитель целого ряда научных школ, специалист в области системного анализа, моделирования и прогнозирования, математик. Обосновал необходимость коэволюционного развития человеческого общества, включая все социально-экономические и политические механизмы биосферы.

Чрезвычайно большое значение для развития экологии оказала синергетика, основателем которой считается немецкий физик-теоретик **Герман Хакен** (1927), являющийся издателем шпрингеровской серии книг по синергетике, в рамках которой к настоящему времени опубликовано уже 69 томах.

В свете современных синергетических аспектов экологии необходимо также отметить вклад немецкого математика **Германа Вейля** (1885–1955), заложившего основы симметрии как проявления самоорганизации. Существенно, что огромное влияние на работы Вейля, характеризующие симбиозом физики и математики, оказал **Феликс Клейн**, математические интересы которого отличались глубоким интересом к физическим процессам. В частности концепция Клейна об «автоморфизмах», связывающая геометрию с идеей симметрии — стала основой для наиболее интересных работ Вейля. Вторым базовым «столпом» в его учении стала теория многомерных искривленных «римановых поверхностей», согласно которой вся поверхность пространства любого числа измерений может быть составлена из «плоских» участков, а кривизна этой поверхности определяется положением участков относительно друг друга (за развитие этой теории в 1925 г. Вейль был награжден премией им. Н. И. Лобачевского). Но именно симметрия, которую сам автор называл «гармонией пропорций», стала одной из важнейших составных эволюции природы и общества и их математического описания.

Как известно, термин «экология» предложил в 1866 г. известный немецкий естествоиспытатель Эрнст Геккель для обозначения «общей науки об отношениях организмов с окружающей средой». В соответствии с предложенной Геккелем иерархической классификацией биологических наук, экология входила в состав физиологии и даже именовалась «физиологией взаимоотношений». Существенно, что во времена Геккеля под «физиологией» подразумевалось прежде всего изучение динамических характеристик жизнедеятельности организмов. Но предложенный им термин «экология» долгое время использовался в качестве раздела биологии, хотя уже в XIX в. стало очевидно, что эти границы тесны для возникшего нового направления научной мысли. И только к 20–40-м гг. XX в. экология становится целостной наукой, имеющей собственные цели, задачи, объекты и методы исследования.

По количеству направлений экология — наука уникальная. Тематика экологии часто пересекается с тематикой отдельных направлений естествознания (биологии, физики, химии, физиологии, генетики, биофизики, биохимии, геологии, географии, почвоведения, теории эволюции и т. д.) и социально-экономических наук. Этим определяется формирование множества сопряженных направлений, таких как экологическая физиология, цитозкология, продукционно-энергетическая экология, эволюционная экология и другие, вплоть до экологии человека.

Биофизическая экология в целом предполагает рассмотрение наиболее общих механизмов (физико-химических, термодинамических, кинетических, синергетических и т. д.) важнейших процессов в экосистемах всех уровней сложности — от клетки до геобиосферы.

Литература

1. Именной указ «О воспрещении рубки годного на кораблестроение леса, о его охране и о наказаниях за недозволенную рубку леса». 1719. 17 июня.
2. Именной указ Петра I «О присяге на верность службе». 1719. 19 июня.
3. *Твердислов В. А., Сидорова А. Э., Дмитриев А. В.* Синергетические аспекты региональной и глобальной экологии: Учебное пособие. Липецк: ГУ «ИД „Липецкая газета“», 2009. 325 с.
4. Большая советская энциклопедия. 3-е изд. в 30 т. М.: Советская энциклопедия, 1969–1978.
5. *Храмов Ю. А.* Физики: Биографический справочник. 2-е изд. испр. и дополн. М.: Наука, Главная редакция физ.-мат. литературы, 1983. 400 с.
6. *Бабий Т. П., Коханова Л. Л. и др.* Биологи: Биографический справочник. Киев: Наукова думка, 1984. 816 с.
7. *Волков В. А., Вонский Е. В., Кузнецова Г. И.* Химики: Биографический справочник. Киев: Наукова думка, 1984. 736 с.

Глава 2

Физико-химические основы описания биологических систем

Все существующее есть проявление соотношения различных видов энергий, которое может быть описано в рамках законов и формул термодинамики.

Ф. В. Оствальд

Описание биологических систем основывается на модельных представлениях о системе и о механизмах процессов в ней. Механистические модели оправдывают себя при малом количестве элементов системы и простых законах их взаимодействий. Но даже в механике задача трех тел уже не решается в общем виде. Сложность описания большинства природных систем привела к разработке методов, оперирующих не детальными параметрами состояния системы, а некими усредненными ее характеристиками. К таким способам описания сложных систем относятся термодинамика и статистическая физика. Методы этих близкородственных наук хорошо разработаны для равновесных и слабо неравновесных систем, поэтому к биологическим системам их можно применять только с соответствующими оговорками.

Термодинамика направлена на изучение взаимосвязей между энергией, теплотой, работой и температурой. Теплота — одна из форм энергии, но особая, поскольку в процессах спонтанной деградации энергии при приближении всех неравновесных систем к равновесию другие формы энергии переходят в форму тепловой энергии. Этот процесс, называемый диссипацией энергии, может сопровождаться или процессами самоорганизации в системе, или совершением «полезной» работы, если устройство самой системы позволяет это осуществить. Помимо тепловой, энергия может существовать в формах электрической, магнитной, химической, ядерной и т. д. Термодинамика способна в обобщенном виде рассматривать взаимопревращения всех видов энергии, в том числе химической, участвующей во всех биосферных процессах. Для термодинамики биологических систем принципиально важно то, что процессы, происходящие в них, в отличие от тепловых машин, развиваются в изотермических условиях.

Классическая (равновесная) термодинамика — наука о самых общих свойствах макроскопических систем, находящихся в состоянии термодинамического равновесия, а также переходах систем между этими состояниями (наука о законах преобразования и передачи энергии). Термодинамика базируется на ряде фундаментальных принципов (начал), которые, в свою очередь, являются обобщением экспериментальных данных. Классическая термодинамика не рассматривает структуру вещества, из которого состоит конкретная термодинамическая система, механизмы процессов преобразования форм энергии и исключает из рассмотрений время. Вместе с тем термодинамика позволяет изучать наиболее общие переходы между различными (агрегатными, кристаллическими, электрическими, магнитными) физическими состояниями вещества (фазовые переходы) или общие характеристики химических превращений.

Термодинамика исторически возникла как эмпирическая наука об основных способах преобразования внутренней энергии нагретых тел в механическую, как социальный заказ на тепловые машины со стороны набравшей темп промышленной революции. Однако в процессе своего развития термодинамика проникла во все разделы физики, физической химии и биофизики, где возможно ввести понятие «внутренняя энергия системы», и позволила теоретически предсказать многие явления задолго до появления теории этих явлений.

В этой главе мы будем рассматривать, в основном, равновесные состояния и лишь в конце ее кратко остановимся на слабо неравновесных состояниях, допускающих описание линейными уравнениями.

2.1. Общие принципы статистического описания физико-химических систем

Общий подход к изучению окружающего мира состоит в определении изучаемого объекта и выделении его вместе с некоторыми окружающими его объектами в виде системы, частью которой он является. При этом предмет становится изучаемой системой, а остальная часть вмещающей его системы — окружающей средой.

Слово «система» имеет достаточно общий смысл и поэтому используется в различных ситуациях в самых разных значениях. Под системой мы будем понимать совокупность каких-либо объектов, называемых элементами системы, обладающих по крайней мере одним общим качеством. Любая система имеет границу — это поверхность, ограничивающая минимальную область пространства, в которой встречаются элементы системы.

В зависимости от свойств границ системы бывают изолированными, закрытыми и открытыми. Изолированные системы не обмениваются с внешней средой ни веществом, ни энергией. Закрытые системы могут об-

мениваться с окружающей средой энергией, но не веществом, а открытые обмениваются и тем и другим.

В термодинамике рассматриваются системы с достаточно большим числом элементов и слабыми взаимодействиями с окружающей средой, так что количеством элементов вблизи границы, их отличиями от других элементов системы можно пренебречь. Обычно речь идет о системах, содержащих не менее 10^{15} молекул. Физико-химические системы — это термодинамические системы, в которых происходят химические превращения веществ.

Состояние термодинамической системы описывается внутренними и внешними параметрами. Внутренние параметры — функции обобщенных координат и импульсов элементов системы, а также элементов других систем, находящихся в контакте с рассматриваемой. Внешние параметры системы — функции координат и импульсов внешних тел, не зависящие от координат и импульсов элементов системы.

Состояние системы в каждый момент времени описывается такими параметрами, как полная энергия, объем, импульс, степень гидратации, число связанных лигандов и т. д. Эти величины зависят от числа частиц и называются экстенсивными параметрами. Такие макроскопические параметры, как температура или давление, не зависят от числа частиц в системе и называются интенсивными.

Один из основных фактов многочисленных наблюдений и экспериментов состоит в том, что изолированная термодинамическая система, представленная сама себе, со временем приходит в состояние, для описания которого требуется минимальное число параметров. Такое состояние называется равновесным. В равновесном состоянии каждый интенсивный параметр имеет постоянное значение в пределах системы, а экстенсивные параметры со временем не изменяются. В неравновесном состоянии интенсивные параметры системы в разных ее точках имеют разные значения.

Понятие равновесного состояния относительно: в каждом случае надо учитывать характерные времена изменений в системе и измерительных приборах. Так, на очень больших временах многие системы уже нельзя рассматривать как равновесные, и наоборот, на малых временах неравновесные системы можно приближенно считать равновесными.

При изучении неравновесных систем их разбивают на такие малые термодинамические подсистемы, чтобы в пределах каждой из них интенсивные параметры можно было считать постоянными. Такие подсистемы уже нельзя считать изолированными или закрытыми.

Параметры системы не могут изменяться произвольно, поскольку не при всех их значениях система может существовать. Уравнение, выражающее связь между параметрами, называется термическим уравнением состояния. Оно обычно имеет следующий вид:

$$f(P, V, T, \mathbf{x}) = 0,$$

где $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_m)$ — набор обобщенных координат системы, т. е. переменных, необходимых для полного ее описания.

Теоретический вывод уравнения состояния конкретной системы обычно невозможен или очень сложен. Поэтому используют эмпирические уравнения состояния. Наиболее простое и известное из них — уравнение состояния идеального газа:

$$PV = NkT, \quad (2.1.1)$$

или

$$PV = nRT, \quad (2.1.2)$$

где P , V и T — давление, объем и температура газа соответственно, N — число молекул, а n — число молей газа в системе, k — постоянная Больцмана, R — универсальная газовая постоянная.

Статистическое описание физико-химической системы имеет целью получить взаимосвязи между макроскопическими параметрами системы на основе ее микроскопических (молекулярных) свойств.

Механическое описание термодинамической системы невозможно, поскольку она обладает слишком большим числом степеней свободы. Сокращенное — статистическое — описание сводится к нахождению средних значений каких-либо макроскопических величин на основе знания микроскопических характеристик системы. Одной из важнейших физических величин, характеризующих состояние системы, является среднее значение ее энергии. При выполнении закона сохранения механической энергии среднее значение полной энергии изолированной системы не меняется со временем. То же можно сказать и о среднем значении энергии одной молекулы.

В качестве модели термодинамической системы рассмотрим идеальный одноатомный газ. В такой системе молекулы друг с другом не взаимодействуют (но взаимодействуют со стенками сосуда — границей системы), поэтому можно считать, что она представляет собой суперпозицию одиночных молекул в одинаковых ячейках, а ячейкой является сосуд, содержащий газ. Уровни энергии молекулы в ячейке можно найти, например, решая соответствующее уравнение Шрёдингера. Тогда задача статистического описания системы сведется к определению вероятностей состояний системы, различающихся по энергиям.

В упрощенном виде эта задача может быть сформулирована следующим образом:

- система может находиться в состояниях, которые можно различить и занумеровать;
- случайная величина x принимает в этих состояниях значения x_i , $i = 1, 2, \dots, N$;

- известно среднее значение некоторой функции этой случайной величины:

$$\langle f(x) \rangle = \sum_{i=1}^N p_i f(x_i). \quad (2.1.3)$$

На основании этих данных требуется найти среднее значение другой функции случайной величины $\langle g(x_i) \rangle$, для чего надо знать распределение вероятностей p_i .

Такая задача не имеет решения, так как, дополнив уравнение (2.1.3) условием нормировки

$$\sum_{i=1}^N p_i = 1, \quad (2.1.4)$$

мы получим только два уравнения для определения N неизвестных величин. Поскольку N обычно очень велико, а для написания дополнительных $(N-2)$ уравнений нет оснований, то для нахождения p_i используют некие посторонние соображения.

Одним из первых подходов к решению таких задач был «принцип недостаточных оснований» Лапласа. Он состоит в том, что событиям следует приписывать равные вероятности, если нет оснований делать иначе. Однако, за исключением очевидно симметричных случаев, когда равновероятность событий тоже очевидна, это предположение ничуть не лучше любого другого произвольного высказывания.

Для того чтобы приписать определенные значения вероятностям состояний, необходим некий общий критерий. Таким критерием может быть неопределенность сведений о системе, которая связана с информацией о состоянии системы. Если известно, что система находится в определенном состоянии, неопределенность сведений о ней равна нулю. Если получена некая неполная информация о состоянии системы, то неопределенность не равна нулю и, по-видимому, должна возрастать с увеличением числа возможных состояний системы. Для того чтобы избежать необоснованных предположений при определении значений вероятностей состояний, необходимо выбирать такое распределение вероятностей, которое соответствует максимальной неопределенности сведений о системе.

Это позволяет сделать так называемый принцип максимума энтропии. Соответствующий формализм был разработан Э. Т. Джемсом в конце 1950-х гг. [1]. Хотя формализм Джемса развит и для неравновесных систем, мы рассмотрим только квазиравновесные системы. Это даст представление об общих идеях такого подхода, а заинтересовавшийся читатель может более подробно ознакомиться с развитием этого метода по оригинальным работам.

Формализм Джейнса основывается на использовании меры неопределенности сведений о системе H , предложенной К. Шенноном (1948):

$$H(p_1, \dots, p_N) = -K \sum_{i=1}^N p_i \ln p_i, \quad (2.1.5)$$

где K — положительная константа, p_i — вероятности состояний. Поскольку это выражение совпадает с выражением для энтропии в статистической механике, неопределенность сведений о системе будем также называть энтропией. Функция, определенная в (2.1.5), обладает всеми необходимыми свойствами: она непрерывна, монотонно возрастает с увеличением N для равновероятных состояний, аддитивна для независимых источников неопределенности (суммарная неопределенность относительно независимых систем равна сумме неопределенностей относительно каждой из систем) и не зависит от способа группирования простых событий в сложные.

Имея меру неопределенности сведений о системе, мы можем теперь решить задачу о выборе вида распределения вероятностей: используя частичную информацию о системе, мы должны выбрать такое распределение вероятностей, которое соответствует максимальной энтропии (2.1.5). Это единственный непредвзятый способ определения вероятностей состояний, позволяющий учесть всю доступную информацию об изучаемой системе.

Рассмотрим сначала систему, о которой ничего не известно, кроме того, что она существует в одном из N состояний. Тогда, в соответствии с общим подходом, надо найти максимум энтропии S при условии, что система находится в одном из состояний:

$$\begin{cases} S = -K \sum_{i=1}^N p_i \ln p_i, \\ \sum_{i=1}^N p_i = 1. \end{cases} \quad (2.1.6)$$

Для поиска экстремума функции многих переменных при наличии ограничений обычно используется метод неопределенных множителей Лагранжа. Поскольку ограничение только одно, то потребуется один неопределенный множитель Лагранжа. Обозначим его λ , умножим на него второе уравнение и построим функцию Лагранжа L :

$$L(p_1, \dots, p_n, \lambda) = -K \sum_{i=1}^N p_i \ln p_i + \lambda \left(\sum_{i=1}^N p_i - 1 \right).$$

Дифференцируя ее, получаем:

$$\frac{\partial L}{\partial p_i} = -K(\ln p_i + 1) + \lambda = 0, \quad i = 1, \dots, N,$$

откуда, очевидно,

$$p_i = e^{\frac{\lambda - K}{K}} = \text{const}, i = 1, \dots, N.$$

Таким образом, в этом случае экстремум достигается при равномерном распределении вероятностей, как должно было бы получиться и при использовании принципа недостаточных оснований.

Рассмотрим теперь общий случай, когда кроме условия существования системы имеется информация о средних значениях m ее параметров. Теперь (2.1.6) надо дополнить m уравнениями-ограничениями вида:

$$\sum_{i=1}^N p_i \varphi_r(x_i) = \langle \varphi_r \rangle, r = 1, \dots, m. \quad (2.1.7)$$

Умножим второе уравнение в (2.1.6) на неопределенный множитель $(\lambda_0 - 1)$, а уравнения (2.1.7) — на множители λ_r . Продифференцировав и сложив уравнения, получим:

$$\sum_i \left(\ln p_i + \lambda_0 + \sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_r(x_i) \right) dp_i = 0.$$

Следовательно,

$$p_i = \exp \left(-\lambda_0 - \sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_r(x_i) \right). \quad (2.1.8)$$

Из условия нормировки (2.1.4) следует

$$\sum_{i=1}^N \exp \left(-\lambda_0 - \sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri} \right) = 1,$$

т. е.

$$e^{\lambda_0} = \sum_{i=1}^N \exp \left(-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri} \right),$$

или

$$\lambda_0 = \ln \sum_{i=1}^N e^{-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}}, \quad (2.1.9)$$

где $\varphi_{ri} = \varphi_r(x_i)$.

Функция $Z(\lambda_1, \dots, \lambda_r) = \sum_{i=1}^N e^{-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}}$ называется статистической функцией

распределения (суммой по состояниям). Как будет видно из дальнейшего изложения, неопределенный множитель λ_0 играет особую роль в статистическом описании термодинамических систем. Его иногда называют функцией Массье (или Массье—Планка).

Чтобы определить остальные неопределенные множители λ_r , надо подставить найденные p_i в уравнения-ограничения с учетом выражения для λ_0 . Но можно поступить иначе — продифференцировать (2.1.9) по λ_r :

$$\frac{\partial \lambda_0}{\partial \lambda_r} = \frac{\sum_{i=1}^N e^{-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}} (-\varphi_{ri})}{\sum_{i=1}^N e^{-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}}} = -e^{-\lambda_0} \frac{\sum_{i=1}^N \varphi_{ri} e^{-\sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}}}{\sum_{i=1}^N \varphi_{ri} e^{-\lambda_0 - \sum_{r=1}^m \lambda_r \varphi_{ri}}} = -\sum_{i=1}^N \varphi_{ri} p_i,$$

т. е.

$$\frac{\partial \lambda_0}{\partial \lambda_r} = -\langle \varphi_r \rangle. \tag{2.1.10}$$

Используя сумму по состояниям, то же самое можно записать в виде

$$\langle \varphi_r \rangle = -\frac{\partial}{\partial \lambda_r} \ln Z, \quad \lambda_0 = \ln Z. \tag{2.1.11}$$

Дисперсия наблюдаемых величин определяется соотношением

$$\sigma^2(\varphi_r) = \langle \delta \varphi_r^2 \rangle = \sum_i (\varphi_{ri} - \langle \varphi_r \rangle)^2 p_i = \sum_i \delta \varphi_{ri}^2 p_i,$$

где $\delta \varphi_{ji} = \varphi_{ji} - \langle \varphi_j \rangle$ — i -я составляющая флуктуации параметра φ_j .

Учитывая, что

$$\frac{\partial p_i}{\partial \lambda_j} = -p_i \delta \varphi_{ji},$$

можно показать, что

$$\langle \delta \varphi_r^2 \rangle = -\frac{\partial \langle \varphi_r \rangle}{\partial \lambda_r} = \frac{\partial^2 \lambda_0}{\partial \lambda_r^2} = \frac{\partial^2}{\partial \lambda_r^2} \ln Z. \tag{2.1.12}$$

Если φ_r , помимо зависимости от x_i , содержит какие-либо параметры y_1, y_2 и т. д., то, как нетрудно показать,

$$\left\langle \frac{\partial \varphi_r}{\partial y_k} \right\rangle = -\frac{1}{\lambda_r} \frac{\partial \lambda_0}{\partial y_k} = -\frac{1}{\lambda_r} \frac{\partial}{\partial y_k} \ln Z. \quad (2.1.13)$$

Подставив p_i в первое уравнение (2.1.6), получим:

$$S = -K \sum_i p_i \left(-\lambda_0 - \sum_r \lambda_r \varphi_{ri} \right) = K \lambda_0 \sum_i p_i + K \sum_i p_i \sum_r \lambda_r \varphi_{ri} = K \lambda_0 + K \sum_r \lambda_r \sum_i p_i \varphi_{ri}.$$

Таким образом, энтропия системы равна

$$S = K \left(\lambda_0 + \sum_r \lambda_r \langle \varphi_r \rangle \right). \quad (2.1.13)$$

Применение принципа максимума энтропии для статистического описания равновесной термодинамической системы дает такие же уравнения, как обычные правила статистической механики. Пусть система имеет уровни энергии $E_i(y_1, \dots, y_m)$, где y_j — внешние параметры, такие как объем, тензор напряжений, приложенные электрическое, магнитное или гравитационное поле и т. д. Тогда, если известно только среднее значение энергии $\langle E \rangle$:

$$\sum_{i=1}^N p_i E_i = \langle E \rangle,$$

то из (2.1.8) мы получим распределение вероятностей по состояниям системы, в котором нетрудно узнать распределение Больцмана:

$$p_i = e^{-\lambda_0 - \beta E_i} = \frac{e^{-\beta E_i}}{e^{\lambda_0}} = \frac{e^{-\beta E_i}}{Z} = \frac{e^{-\beta E_i}}{\sum_{j=1}^N e^{-\beta E_j}}. \quad (2.1.14)$$

Далее идентификацию параметров и построение статистической физики равновесных систем можно провести стандартным образом [2].

Для выяснения физического смысла полученных соотношений необходимо применить этот подход к какой-либо хорошо изученной физической модели. Сопоставление теоретических выводов с твердо установленными экспериментальными фактами позволит определить физический смысл параметров, использованных в теории. Наиболее удобной в этом отношении является модель одноатомного идеального газа.

Идеальный газ представляет собой систему не взаимодействующих друг с другом материальных точек, помещенных в некий резервуар. Считая систему изолированной, можно решить стационарное уравнение Шрё-

дингера для частицы в потенциальном ящике и получить уровни энергии для одномерного движения:

$$E'_n = \frac{n^2 \pi^2 \hbar^2}{2mL^2} = \frac{n^2 h^2}{8mL^2}, \quad n = 0, 1, \dots, \quad (2.1.15)$$

где E'_n — энергия частицы в состоянии n , L — ширина ящика, m — масса частицы, h — постоянная Планка, $\hbar = h/2\pi$. Результат легко обобщается на случай трехмерного ящика:

$$E'_{ijk} = E'_i + E'_j + E'_k = \frac{h^2}{8mL^2} (i^2 + j^2 + k^2).$$

Рассмотрим теперь систему, состоящую из N_0 одинаковых кубических ящиков, в каждом из которых находится одна частица. Пусть стенки ящиков «прозрачны» для импульсов. Если система исходно имела энергию $N_0 E'$, то через некоторое время мы уже не будем знать, как она перераспределилась между частицами.

Из закона сохранения энергии следует, что $\sum_{ijk} N_{ijk} E'_{ijk} = N_0 E'$, где N_{ijk} — число частиц с энергией E'_{ijk} . Величина E' имеет смысл среднего значения энергии одной частицы. Очевидно, что $\sum_{ijk} N_{ijk} = N_0$. Разделив обе части этих уравнений на N_0 и приняв $p_{ijk} = N_{ijk}/N_0$, получим:

$$\sum_{ijk} p_{ijk} = 1,$$

$$\sum_{ijk} p_{ijk} E'_{ijk} = E'.$$

Симметрия задачи позволяет сделать упрощения: поскольку ячейки кубические, то распределения вероятностей по разным степеням свободы можно считать одинаковыми. Поэтому можно положить $E' = 3 \sum_i p_i E'_i$ и решать

одномерную задачу, например для движения частицы вдоль оси Ox .

Условие минимума энтропии приводит к следующему распределению:

$$p_i = e^{-\lambda_{0x} - \beta E'_{xi}}, \quad i = 0, 1, \dots,$$

$$\lambda_{0x} = \ln \sum_{i=1}^{\infty} e^{-\beta E'_{xi}} = \ln \sum_{i=1}^{\infty} e^{-\beta \frac{h^2 i^2}{8mL^2}}.$$

Последнее выражение неудобно для использования, поэтому его заменяют на приближенное — интеграл. Это возможно, если коэффициент при i^2 мал. В дальнейшем мы увидим, что это обычно так и бывает. Тогда

$$\lambda_{0x} \approx \ln \int_0^{\infty} e^{-\frac{\beta h^2}{8mL^2} i^2} di. \quad (2.1.16)$$

Правая часть этого выражения — половина интеграла Гаусса. Поэтому

$$\lambda_{0x} = \ln \sqrt{\frac{\pi}{4}} \frac{8mL^2}{h^2 \beta} = \ln \left(\frac{L}{h} \sqrt{\frac{2m\pi}{\beta}} \right).$$

Поскольку мы приняли, что распределения по степеням свободы одинаковы, то

$$\lambda_{0x} = \lambda_{0y} = \lambda_{0z}.$$

Кроме того, и параметр β одинаков для всех распределений, поскольку этот неопределенный множитель относится к суммарной энергии частицы. Тогда получаем:

$$\lambda_0 = \ln \left[\frac{V}{h^3} \left(\frac{2m\pi}{\beta} \right)^{\frac{3}{2}} \right], \quad (2.1.17)$$

где V — объем системы, λ_0 — функция Массье для одной частицы. Это же соотношение можно получить и при более общих предположениях.

В соответствии с общими соотношениями, полученными ранее, имеем:

$$\langle E' \rangle = -\frac{\partial \lambda_0}{\partial \beta} = \frac{3}{2\beta}, \quad (2.1.18)$$

$$S = K (\lambda_0 + \beta \langle E' \rangle) = K \left\{ \frac{3}{2} + \ln \left[\frac{V}{h^3} \left(\frac{2m\pi}{\beta} \right)^{\frac{3}{2}} \right] \right\}. \quad (2.1.19)$$

Пусть теперь в каждом из одинаковых ящиков содержится N частиц, которые никак друг с другом не взаимодействуют; тогда полная энергия частиц равна просто сумме их энергий.

В силу аддитивности энтропии для N различающихся по каким-либо свойствам частиц имеем:

$$S = K \left(\sum_{j=1}^N \lambda_{0j} + \sum_{j=1}^N \beta \langle E'_j \rangle \right), \quad (2.1.20)$$

или

$$S = K(\Psi + \beta \langle E \rangle), \quad (2.1.21)$$

где $\Psi = \sum_{j=1}^N \lambda_{0j}$ — функция Массье системы, а $\langle E \rangle$ — средняя энергия системы из N частиц. В случае одинаковых частиц $\Psi = N\lambda_0$.

Учитывая, что

$$\langle E \rangle_j = -\frac{\partial \lambda_{0j}}{\partial \beta},$$

из (2.1.20) получим:

$$S = K \sum_{j=1}^N \left(1 - \beta \frac{\partial}{\partial \beta}\right) \lambda_{0j} = K \left(1 - \beta \frac{\partial}{\partial \beta}\right) \sum_{j=1}^N \lambda_{0j} = K \left(1 - \beta \frac{\partial}{\partial \beta}\right) \Psi. \quad (2.1.22)$$

Для энергии и функции Массье системы сохраняется общее соотношение, полученное для одной частицы:

$$\langle E \rangle = -\frac{\partial \Psi}{\partial \beta}. \quad (2.1.23)$$

Неопределенность относительно системы неразличимых частиц меньше, чем для системы такого же числа разных частиц. В приведенном выше выводе частицам были присвоены номера от 1 до N , тем самым они считались различимыми. На самом же деле номер частицы в случае одинаковых частиц на неопределенность наших знаний о системе никак не влияет. Неправильный учет этой добавочной неопределенности приводит к так называемому парадоксу Гиббса:

В статистической физике принято соглашение о том, что состояния системы тождественных частиц, отличающиеся только способом нумерации частиц, должны считаться одним и тем же физическим состоянием. Если перенумеровать одинаковые частицы по-другому, то для системы ничего не изменится. Поэтому на самом деле неопределенность наших знаний о системе меньше, чем следует из формулы для энтропии. Как следует из предыдущего рассмотрения свойств энтропии, если от способа нумерации частиц ничего не зависит, то все способы должны считаться равновероятными. В этом случае $S = S_0 - S'$, где S_0 — старое значение энтропии, а S' — дополнительное количество энтропии, обусловленное неопределенностью относительно нумерации частиц. При этом

$$S' = -K \sum_{i=1}^{N!} \frac{1}{N!} \ln \frac{1}{N!} = K \ln N!.$$

В большинстве случаев приходится иметь дело с системами, содержащими порядка 10^{20} частиц или более. Поэтому можно применить формулу Стирлинга:

$$n! \approx \sqrt{2n\pi} \left(\frac{n}{e}\right)^n,$$

т. е.

$$\ln N! \approx N \ln N - N + \frac{1}{2} \ln 2N\pi.$$

В большинстве случаев последним членом в этом выражении можно пренебречь. Тогда

$$S' = K(N \ln N - N),$$

а для энтропии системы получаем:

$$S = K \left(\Psi + \sum_{j=1}^N \beta \langle E'_j \rangle - N \ln N + N \right).$$

Добавочные члены, зависящие только от числа частиц и не зависящие от их энергий, удобнее всего включить в выражение для функции Массье:

$$\Psi = \sum_{j=1}^N \lambda_{0j} - N \ln N + N = N \lambda_0 - N \ln N + N.$$

Так как N не зависит от β , то выражение (2.1.23) остается верным.

Таким образом, для системы N тождественных частиц в потенциальном ящике с учетом (2.1.17) получаем:

$$\Psi = N \ln \left[\frac{V}{Nh^3} \left(\frac{2m\pi}{\beta} \right)^{3/2} \right] + N. \quad (2.1.24)$$

Если $\langle E' \rangle$ — среднее значение энергии одной частицы, то среднее значение энергии системы равно $\langle E \rangle = N \langle E' \rangle$. Учитывая (2.1.17), получим:

$$\langle E \rangle = -\frac{\partial \Psi}{\partial \beta} = -N \frac{\partial}{\partial \beta} \ln \beta^{-3/2} = \frac{3N}{2\beta} = N \langle E' \rangle. \quad (2.1.25)$$

В обычных термодинамических системах распределения вероятностей имеют один острый максимум. Именно это объясняет успех приме-

нения вероятностных методов для их описания. Ширину распределения, например, по энергиям, для системы N тождественных частиц можно оценить по отношению корня квадратного из дисперсии к математическому ожиданию значения энергии:

$$\sigma_E^2 = \frac{\partial^2 \Psi}{\partial \beta^2} = - \frac{\partial \langle E \rangle}{\partial \beta} = \frac{3N}{2\beta^2},$$

$$\delta_E = \frac{\sigma_E}{\langle E \rangle} = \frac{\frac{1}{\beta} \sqrt{\frac{3N}{2}}}{\frac{1}{\beta} \frac{3N}{2}} = \sqrt{\frac{2}{3N}}.$$

Распределения получаются очень узкие для большого числа частиц: при $N \sim 10^{20}$ $\delta_E \sim 10^{-10}$, т. е. распределение представляет собой практически δ -функцию, а при $N \sim 1$ $\delta_E \sim 0,82$, т. е. распределение почти прямоугольное.

Давление

Давление — это средняя сила, действующая со стороны газа на поверхность границы системы в расчете на единичную площадь.

За время Δt с элементом поверхности, перпендикулярным оси Ox и имеющим площадь A , столкнутся частицы, находящиеся на расстоянии от нее не более $\dot{x}\Delta t$. Среднее число частиц в единице объема — это плотность частиц, равная N/V . При абсолютно упругом столкновении изменение импульса частицы равно $\Delta(m\dot{x}_i) = 2m\dot{x}_i$. Поэтому для давления можно записать:

$$P = \frac{1}{A\Delta t} \sum_{i=0}^{\infty} N_i(2m\dot{x}_i),$$

где $N_i = \frac{N}{V} A\dot{x}_i p(\dot{x}_i) \cdot \Delta t$ — число частиц, имеющих скорость $v_i = \dot{x}_i$ и столкнувшихся со стенкой за время Δt . Поскольку в идеальном газе энергия частицы — ее кинетическая энергия, то вероятность $p(\dot{x}_i)$ того, что частица имеет скорость \dot{x}_i , равна половине вероятности p_{xi} того, что частица имеет энергию (связанную с движением вдоль оси Ox) $\varepsilon_{xi} = m\dot{x}_i^2/2$. Следовательно,

$$P = \frac{1}{A\Delta t} \sum_i \left[\left(\frac{N}{V} A\dot{x}_i \Delta t \right) (2m\dot{x}_i) p(\dot{x}_i) \right] = \frac{2N}{V} \sum_i m\dot{x}_i^2 \frac{p_{xi}}{2} = \frac{2N}{V} \sum_i \varepsilon_i p_{xi} = \frac{2N}{V} \langle \varepsilon_x \rangle.$$

Учитывая, что $\langle \varepsilon_x \rangle + \langle \varepsilon_y \rangle + \langle \varepsilon_z \rangle = \langle E' \rangle$, а направления движения частицы неразличимы, получаем:

$$P = \frac{2N \langle E' \rangle}{V \cdot 3}. \quad (2.1.26)$$

Ранее мы получили выражение (2.1.17) для энергии одной частицы. Подставив его в (2.1.26), получим:

$$P = \frac{N}{\beta V},$$

или

$$PV = N \frac{1}{\beta}. \quad (2.1.27)$$

Сравнивая это уравнение с хорошо проверенным в разных экспериментах уравнением состояния идеального газа

$$PV = NkT,$$

получаем выражение для β :

$$\beta = \frac{1}{kT}, \quad (2.1.28)$$

где T — абсолютная температура, $k = 1,38 \cdot 10^{-23}$ Дж·К⁻¹ — постоянная Больцмана.

Такая простая связь между β и температурой существует только для идеального газа. В общем случае β — статистический параметр, характеризующий распределение вероятностей значений энергии системы, и может быть связан с температурой более сложным образом.

Соотношение (2.1.28) позволяет выяснить, насколько оправдан был переход к интегрированию в (2.1.16). Для такого перехода коэффициент

при i^2 должен быть мал, т. е. $\beta \frac{h^2}{8mL^2} \ll 1$. Используя в качестве конкрет-

ной системы 1 см³ гелия при температуре 6 К, получим, что $\beta \frac{h^2}{8mL^2} < 10^{-15}$.

Для более тяжелых молекул, больших объемов и более высоких температур левая часть этого неравенства становится еще меньше, т. е. в большинстве практических случаев переход к интегрированию полностью оправдан.

Законы термодинамики

Нулевой закон термодинамики

При статистическом описании двух изолированных систем для каждой из них нужно ввести неопределенный множитель Лагранжа β , т. е. каждая система будет иметь свою собственную температуру. Если системы привести в тепловой контакт (системы могут обмениваться энергией, но не веществом), то они перестают быть независимыми, однако полная энергия обеих систем должна быть равна сумме их энергий до возникновения контакта. Следовательно, в этом случае для равновесного состояния можно ввести только один неопределенный множитель Лагранжа для совокупности обеих систем, что означает, что в обеих системах в равновесном состоянии температура будет одной и той же. Это составляет суть нулевого закона термодинамики.

Первый закон термодинамики

Средняя энергия системы (вместо $\langle E \rangle$) будем писать E , когда это не вызовет недоразумений):

$$E = \sum_{i=1}^N p_i \varepsilon_i,$$

где ε_i — энергия системы в i -м дискретном состоянии, p_i — вероятность обнаружения системы в i -м состоянии. Изменения энергии при малых возмущениях системы можно записать в виде

$$dE = \sum_i p_i d\varepsilon_i + \sum_i \varepsilon_i dp_i. \quad (2.1.29)$$

Применяя принцип максимума энтропии, мы считали ε_i и p_i постоянными, что соответствует равновесному состоянию. Отклонения от равновесия в (2.1.29) бесконечно малы. Это выражение можно переписать в виде

$$dE = dQ_r - dW_r, \quad (2.1.30)$$

где $dQ_r = \sum_i \varepsilon_i dp_i$ и $dW_r = -\sum_i p_i d\varepsilon_i$ соответствуют двум различным

способам изменения энергии системы: изменению энергии в форме теплоты dQ и работе системы $-dW$. Символ d использован здесь для того, чтобы подчеркнуть, что в общем случае приращения теплоты и работы не являются полными дифференциалами параметров системы. Индекс r обозначает обратимость процесса. Обратимый процесс — это такой процесс,

при котором p_i и ε_i имеют одни и те же возможные значения во всех частях системы. Количество теплоты, как правило, определить по изменениям в самой системе невозможно — его определяют по изменениям в какой-либо стандартной системе при таком же тепловом воздействии. Поэтому при dQ индекс r писать далее не будем.

Если система со средней энергией E совершила работу против обобщенной силы F и при этом изменилась обобщенная координата x системы, то $dE = -Fdx \equiv dW$. Поэтому обобщенную силу можно определить как

$$F_x = -\left(\frac{\partial E}{\partial x}\right).$$

Пусть система находится в дискретном состоянии k с энергией ε_k . Тогда при изменении обобщенной координаты системы x_i она совершит работу против обобщенной силы F_{ki} . Поэтому можем записать: $d\varepsilon_k = -F_{ki}dx_i$,

т. е. $F_{ki} = -\left(\frac{\partial \varepsilon_k}{\partial x_i}\right)$. Тогда среднее значение силы, действующей по координате x_i , будет равно

$$\langle F_i \rangle = \sum_k p_k F_{ki} = -\sum_k p_k \left(\frac{\partial \varepsilon_k}{\partial x_i}\right). \quad (2.1.31)$$

Такой процесс, при котором изменение геометрии системы сопровождается изменениями лишь энергий дискретных состояний, но не распределения вероятностей, будем называть обратимым.

Когда кроме средней энергии системы ничего более о ней не известно, распределение вероятностей дается формулой (2.1.14):

$$p_i = e^{-\Psi - \beta \varepsilon_i}.$$

Выразим ε_k через p_k и подставим в (2.1.31):

$$\ln p_k = -\Psi - \beta \varepsilon_k,$$

т. е.

$$\varepsilon_k = -\frac{\ln p_k + \Psi}{\beta},$$

следовательно,

$$\langle F_i \rangle = -\sum_k p_k \left(\frac{\partial \varepsilon_k}{\partial x_i}\right) = \frac{1}{\beta} \sum_k p_k \frac{\partial}{\partial x_i} (\ln p_k + \Psi) = \frac{1}{\beta} \frac{\partial \Psi}{\partial x_i} \sum_k p_k = \frac{1}{\beta} \frac{\partial \Psi}{\partial x_i}. \quad (2.1.32)$$

В качестве примера использования этого соотношения определим обобщенную силу, сопряженную с обобщенной координатой — объемом системы, состоящей из идеального газа:

$$\langle F_v \rangle = \frac{1}{\beta} \frac{\partial \Psi}{\partial V} = \frac{1}{\beta} \frac{\partial}{\partial V} \left\{ N \ln \left[\frac{V}{Nh^3} (2\pi mkT)^{3/2} \right] + N \right\} = \frac{N}{\beta} \frac{1}{V} = \frac{NkT}{V} = P.$$

Если в (2.1.32) $\langle F_i \rangle$ рассматривать как среднее значение i -й компоненты вектора силы \mathbf{F} , то этот вектор можно записать в виде

$$\langle \mathbf{F} \rangle = \frac{1}{\beta} \text{grad } \Psi.$$

Таким образом, функцию Массье можно рассматривать как потенциал поля обобщенной силы $\langle \mathbf{F} \rangle$.

Обобщенную силу можно выразить и через величину работы в обратимом процессе. Работа системы в обратимом процессе равна

$$dW_r = - \sum_i p_i d\varepsilon_i.$$

Если в этом процессе изменяется только обобщенная координата x_j , то $d\varepsilon_i = \frac{\partial \varepsilon_i}{\partial x_j} dx_j$, поэтому

$$dW_{rj} = - \sum_j p_j \left(\frac{\partial \varepsilon_j}{\partial x_j} \right) dx_j = \langle F_j \rangle dx_j,$$

т. е.

$$\langle F_j \rangle = \frac{\partial W_{rj}}{\partial x_j}. \quad (2.1.33)$$

В этом соотношении $\langle F_i \rangle$ — ожидаемая величина силы при изменении обобщенной координаты x_j , а dW_{rj} — ожидаемое приращение работы в этом процессе. Если при измерении работы системы в каком-то процессе по воздействию этой системы на окружающие тела окажется, что она отличается от W_r , то такой процесс мы будем считать необратимым. Если система совершает переход между двумя бесконечно близкими состояниями (бесконечно малый процесс), то для ее работы выполняется соотношение $dW_r \geq dW_i$ (работа окружающей среды над системой имеет обратный знак, поэтому $|dW_r| \geq |dW_i|$).

В соответствии с (2.1.30) изменение уровней энергии системы связано с совершением работы (положительной или отрицательной), т. е. с изменением внешних координат системы. Поэтому функция Массье системы зависит только от ее внешних координат, а значит, и средняя энергия системы зависит только от этих переменных:

$$\langle E \rangle \equiv E = -\frac{\partial \Psi}{\partial \beta} = E(\beta, \{x_i\});$$

так как $\Psi = \ln \left(\sum_i e^{-\beta \varepsilon_i} \right)$, то $E = \frac{\sum_i \varepsilon_i e^{-\beta \varepsilon_i}}{\sum_i e^{-\beta \varepsilon_i}}$.

Это означает, что средняя энергия является функцией состояния системы, поэтому

$$\oint dE = 0, \quad (2.1.34)$$

т. е. если система проходит цикл изменений, в результате которого она возвращается в начальное состояние, то ее средняя энергия также принимает начальное значение.

С учетом (2.1.30) можно записать:

$$\oint (dQ - dW) = 0. \quad (2.1.35)$$

Это уравнение — формулировка первого закона термодинамики, предложенная Дж. Джоулем. Смысл этой записи состоит в том, что разность между количеством теплоты, полученной системой, и совершенной ею работой является функцией состояния. Эта функция состояния называется внутренней энергией. Таким образом, внутренняя энергия — это математическое ожидание полной энергии системы.

Соотношение (2.1.35) можно переписать в виде

$$\oint dQ = \oint dW, \quad (2.1.36)$$

из которого явно следует, что в замкнутом цикле изменение энергии системы за счет разности температур равно работе системы.

Для макроскопического описания системы, состоящей из невзаимодействующих тождественных частиц (например, идеальный газ), достаточно знания температуры и механических параметров (координат) системы.

Первый закон термодинамики накладывает ограничения на возможные состояния системы, предоставленной самой себе либо подвергаемой контролируемому воздействию, но ничего не говорит о характере изменений состояний. Эволюция изолированной системы, предоставленной сама себе, проходит при $E = \text{const}$.

Итак, *первый закон термодинамики* — закон сохранения энергии для тепловых процессов — устанавливает связь между количеством теплоты (Q), полученной системой, изменением (ΔU) ее внутренней энергии и работой (A), совершенной над внешними телами или над самой системой.

Таким образом, первый закон термодинамики утверждает, что при любых изменениях (формы) энергии полное количество энергии в системе остается неизменным или же изменяется на величину совершаемой (над) системой работы.

Процессы, нарушающие первый закон термодинамики, неизвестны. Первый закон термодинамики не устанавливает направления тепловых процессов.

Однако самопроизвольные тепловые процессы могут протекать только в одном направлении — *необратимые процессы*. Например, при тепловом контакте двух тел с разными температурами тепловой поток всегда направлен от более теплого тела к более холодному. Никогда не наблюдается самопроизвольный процесс передачи тепла в обратном направлении. Следовательно, процесс теплообмена при конечной разности температур является необратимым.

По определению, *обратимыми процессами* называют процессы перехода системы из одного равновесного состояния в другое, которые можно провести в обратном направлении через ту же последовательность промежуточных равновесных состояний. При этом сама система и окружающие тела возвращаются к исходному состоянию. Процессы, в ходе которых система все время остается в состоянии равновесия, называются *квазистатическими*. Все квазистатические процессы обратимы (и наоборот). Первый закон термодинамики не может отличить обратимые процессы от необратимых. Он просто требует от термодинамического процесса определенного энергетического баланса и ничего не говорит о том, возможен такой процесс или нет.

Направление самопроизвольно протекающих процессов устанавливает второй закон термодинамики. Он может быть сформулирован в виде запрета на определенные виды термодинамических процессов.

Второй закон термодинамики

В состоянии равновесия $S = S_{\max}$. Если энтропия закрытой системы не максимальна, то система эволюционирует так, чтобы энтропия увеличилась.

Дифференцируя (2.1.21), получим:

$$dS = K(d\psi + \beta dE + Ed\beta). \quad (2.1.37)$$

Поскольку $\Psi = \ln \sum_i e^{-\beta \varepsilon_i}$, где $\varepsilon_i = \varepsilon_i(L, \{x_i\}, \{\text{const}\})$ — уровни энергии системы, то функция Массье является функцией только обобщенных координат и β : $\Psi = \Psi(\beta, \{x_i\})$. Поэтому

$$d\Psi = \frac{\partial \Psi}{\partial \beta} d\beta + \sum_i \frac{\partial \Psi}{\partial x_i} dx_i. \quad (2.1.38)$$

Подставив это выражение в (2.1.37) и учтя (2.1.32), получим:

$$dS = K \left(-Ed\beta + \sum_i \beta \langle F_i \rangle + \beta dE + Ed\beta \right),$$

или

$$dS = K\beta \left(dE + \sum_i \langle F_i \rangle dx_i \right). \quad (2.1.39)$$

Из первого закона термодинамики следует, что $dE = dQ - dW$. Общее выражение для приращения работы обобщенных сил:

$$dW = \sum_i F_i dx_i$$

где F_i — величина обобщенной силы, действующей по обобщенной координате x_i .

Учтем сразу, что $\beta = \frac{1}{kT}$. Тогда (2.1.39) примет вид

$$dS = \frac{K}{k} \left[\frac{dQ}{T} + \sum_i \left(\frac{\langle F_i \rangle - F_i}{T} \right) dx_i \right]. \quad (2.1.40)$$

Это выражение называется вторым законом термодинамики, который играет очень важную роль в термодинамике. Оно связывает изменение энтропии системы с количеством теплоты, полученной системой, и величиной работы, совершенной системой. Кроме того, это выражение позволяет определить и температуру. Выбор постоянной K определяет единицу измерения температуры. Значение $K = k$ соответствует выбору абсолютной шкалы температур.

У второго закона термодинамики множество различных формулировок, но формальная суть их всех сводится к уравнению (2.1.40). Наиболее популярны следующие формулировки.

«Постулат Клаузиуса». Процесс, при котором не происходит других изменений, кроме передачи теплоты от горячего тела к холодному, является необратимым, т. е. теплота не может перейти от холодного тела к горячему без каких-либо других изменений в системе.

Если допустить, например, что тепло может самопроизвольно (т. е. без затраты внешней работы) переходить при теплообмене от холодного тела к горячему, то можно прийти к выводу о возможности создания «вечного двигателя второго рода».

«Постулат Кельвина». Процесс, при котором работа переходит в теплоту без каких-либо других изменений в системе, является необратимым. Невозможно превратить в работу всю теплоту, взятую от источника с однородной температурой (термостата), не внося других изменений в систему.

Английский физик У. Томсон сформулировал второй закон термодинамики в таком виде: работу можно перевести целиком в теплоту, но теплоту нельзя перевести целиком в работу. Электроэнергию аккумулятора несложно перевести в тепло, замкнув его клеммы. Механическую энергию вращающегося колеса легко перевести в тепло посредством трения. Однако сообщенное любому телу тепло никогда не будет переведено в работу полностью. Часть его непременно рассеется, перейдет к окружающим телам.

В 1996 г. Л. А. Блюменфельд (1921–2002) писал в Соросовском образовательном журнале, что за 20 лет до появления работ К. Шеннона анализом информации занимался венгерский физик Лео Сциллард в связи с решением одного термодинамического парадокса, предложенного Дж. К. Максвеллом еще в XIX в. Смысл *парадокса Максвелла* заключается в следующем.

Изолированная система, состоящая из разделенного на две части резервуара с газом и с дверцей в перегородке, содержит на службе «демона» (существо или автомат), наделенного способностью отличать быстрые молекулы от медленных. Демон открывает дверцу только в том случае, если к ней справа подлетает быстрая молекула. Поэтому газ в левой части резервуара будет нагреваться, а в правой — остывать. Таким образом, в изолированной системе тепло будет переходить от холодного тела к горячему с понижением энтропии системы в противоречии со вторым законом термодинамики.

Сциллард, рассмотрев один из упрощенных вариантов парадокса Максвелла, обратил внимание на необходимость получения информации о молекулах и открыл связь между информацией и термодинамическими характеристиками. В дальнейшем решение парадокса Максвелла было предложено многими авторами (например, Л. Бриллюеном). Смысл всех решений заключается в следующем:

Информацию нельзя получать бесплатно. За нее приходится платить энергией, в результате чего энтропия системы повышается на величину, по крайней мере равную ее понижению за счет полученной информации.

Тепловые машины

Машиной в физике называется устройство (или конструкция), обладающее способностью преобразовывать форму энергии, совершать работу. Тепловой машиной называют устройство, способное превращать тепловую энергию (теплоту) в механическую работу. Обычно тепловые машины работают циклически по определенному термодинамическому циклу. Термодинамическим циклом называют последовательность процессов изменения термодинамических параметров системы, пройдя которую система оказывается в исходном состоянии. Превращение теплоты в механическую работу осуществляется за счет изменений внутренней энергии рабочего тела машины, которым обычно служит газ или пар. Изменения внутренней энергии рабочего тела вызываются изменением его температуры.

Рассмотрим простейшую тепловую машину, рабочее тело которой приводится попеременно в тепловой контакт с двумя термостатами: «нагревателем» с температурой T_1 и «холодильником» с температурой T_2 ($T_1 > T_2$). Пусть dQ_1, dQ_2 — количества тепловой энергии, полученные рабочим телом машины от нагревателя и холодильника соответственно, а dW — совершенная ею работа.

Внутренняя энергия и энтропия тепловой машины — функции состояния, поэтому по завершении цикла их изменения равны нулю:

$$dE = dQ - dW = dQ_1 + dQ_2 - dW = 0, \quad (2.1.41)$$

$$dS_0 = dS + dS_1 + dS_2 \geq 0, \quad (2.1.42)$$

где $(dQ_1 + dQ_2)$ — количество теплоты, полученное машиной за цикл, dS_0 — изменение энтропии всей системы, $dS = 0$ — изменение энтропии машины за цикл, dS_1 и dS_2 — изменения энтропий тепловых резервуаров, dW — работа машины.

Если процессы проводятся обратимо, то

$$dS_1 = -\frac{dQ_1}{T_1}, \quad dS_2 = -\frac{dQ_2}{T_2}. \quad (2.1.43)$$

Учитывая (2.1.41) и (2.1.43), из (2.1.42) получаем:

$$dS_0 = dS_1 + dS_2 = -\left(\frac{dQ_1}{T_1} + \frac{dQ_2}{T_2}\right) = -\left(\frac{dQ_1}{T_1} + \frac{dW}{T_2} - \frac{dQ_1}{T_2}\right) = dQ_1 \left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right) - \frac{dW}{T_2},$$

или

$$dW = dQ_1 \left(\frac{T_1 - T_2}{T_1}\right) - T_2 dS_2. \quad (2.1.44)$$

Отношение работы, совершенной машиной за цикл, к количеству теплоты, полученной машиной за то же время от нагревателя, называется коэффициентом полезного действия (КПД).

Из (2.1.44) для КПД имеем:

$$\text{КПД} \equiv \eta \equiv \frac{dW}{dQ_1} = \frac{T_1 - T_2}{T_1} - T_2 \left(\frac{dS_0}{dQ_1} \right). \quad (2.1.45)$$

Так как $T_1 > T_2$, то количество теплоты, полученное машиной от нагревателя за цикл $dQ_1 > 0$. Следовательно, выражение в скобках в правой части (2.1.45) всегда неотрицательно. Поскольку абсолютная температура всегда неотрицательна, второй член в (2.1.45) может только уменьшить КПД машины. Следовательно, максимальный КПД тепловой машины равен

$$\eta_{\text{max}} = \frac{T_1 - T_2}{T_1}, \quad (2.1.46)$$

где T_1 — температура нагревателя. Полученное соотношение называется теоремой Карно. Второй член в правой части (2.1.44) называется диссипацией и соответствует работе против обобщенных сил трения.

Любой вид энергии превращается, передаваясь рабочему телу при совершении работы, в тепло, но тепловая энергия не может целиком стать работой. Если бы не происходило диссипации, любой процесс в природе был бы обратим. В этом случае не существовало бы времени, т. е. не было бы ни прошлого, ни настоящего, ни будущего. Поэтому второе начало термодинамики формулируется еще и так: любое природное явление обесценивает энергию. Поскольку в состоянии равновесия энтропия максимальна, закон возрастания энтропии можно принять в качестве еще одной формулировки второго закона термодинамики, согласно которому скорость этого движения к равновесию определяется свойствами системы (конструкцией машины), а его направленность определяет «стрелу времени» (формулировка И. Р. Пригожина).

Третий закон термодинамики

Поскольку и энергия, и функция Массье системы с уменьшением температуры уменьшаются, уменьшается и энтропия. Из (2.1.14) следует, что отношение вероятностей двух различных состояний частицы равно

$$v_{ij} \equiv \frac{p_i}{p_j} = e^{-\beta(E_i - E_j)},$$

поэтому, если $\beta \rightarrow \infty$ и $E_i > E_j$, то $v_{ij} \rightarrow 0$. Это означает, что при снижении температуры вероятности заполнения всех уровней, кроме наинизшего, стремятся к нулю. Происходит «вымораживание» состояний, отличных от основного.

Пусть число способов реализации состояния с низшим уровнем энергии равно n_0 . Поскольку всем реализациям этого состояния соответствует одна и та же энергия, они для нас неразличимы, следовательно, равновероятны. Поэтому при $T \rightarrow 0$ имеем: $\lim_{T \rightarrow 0} p = \frac{1}{n_0}$, $\lim_{T \rightarrow 0} S = S_0$, где

$$S_0 = -k \sum_{i=1}^{n_0} \frac{1}{n_0} \ln \left(\frac{1}{n_0} \right) = k \ln n_0 \approx 0. \quad (2.1.47)$$

Последнее приближенное равенство имеет место для большинства практических случаев из-за чрезвычайной малости постоянной Больцмана. Величина S_0 никак не зависит от параметров системы, поэтому при снижении температуры до абсолютного нуля она для каждой системы будет всегда одной и той же. Это позволяет положить энтропию системы в каждом конкретном случае равной нулю при абсолютном нуле температуры. Следовательно, и в общем случае ее можно положить равной нулю. Это утверждение часто называют третьим законом термодинамики, или законом Нернста. Более подробно с сутью теоремы Нернста можно ознакомиться в [2].

Теплоемкость. Энтальпия

Теплоемкостью системы в некотором процессе при фиксированном параметре системы α называется величина

$$C_\alpha = \left(\frac{dQ}{dT} \right)_\alpha.$$

В качестве примера рассмотрим теплоемкость идеального газа. При $P = \text{const}$ имеем $dQ_P = dE + dW_P$, где $dW_P = PdV = d(PV)$ в данном случае является полным дифференциалом.

Уравнение состояния идеального газа: $PV = NkT$, где N — число частиц в системе. Тогда при постоянном давлении

$$C_P = \left(\frac{\partial E}{\partial T} \right)_P + nR,$$

где $n = N/N_A$ — число молей частиц в системе, $R = N_A k$ — универсальная газовая постоянная.

Поскольку P и V являются параметрами состояния, можно построить новую функцию состояния $H = E + PV$, называемую энтальпией, которая обладает тем удобным свойством, что при $P = \text{const}$ $dQ_P = dH$ и, соответственно,

$$C_P = \left(\frac{\partial H}{\partial T} \right)_P.$$

Если объем системы фиксирован, то идеальный газ работы не совершает, поэтому $dQ_V = dE$ и

$$C_V = \frac{dE}{dT}.$$

Из приведенных выше равенств следует, что для идеального газа

$$C_P - C_V = nR.$$

Обычно используют теплоемкости, отнесенные к одному молу вещества, так называемые удельные теплоемкости (\bar{c}_P и \bar{c}_V). Для удельных теплоемкостей имеем:

$$\bar{c}_P - \bar{c}_V = R.$$

Последние два соотношения выполняются только для идеального газа.

Из теоремы о равномерном распределении энергии по степеням свободы следует, что средняя энергия частицы должна быть равна $\frac{i}{2}kT$, где i — число степеней свободы поступательного движения частицы. Для средней энергии частицы, представляющей собой материальную точку и имеющей 3 степени свободы, было получено соотношение (2.1.18): $E' = \frac{3}{2}kT$. Среднее значение энергии системы частиц тогда составляет

$$E = \frac{i}{2}NkT = \frac{i}{2}nRT.$$

Отсюда следует, что теплоемкость такой системы при постоянном объеме равна

$$C_V = \frac{i}{2}nR.$$

Открытые системы

Открытые системы могут обмениваться с окружающей средой веществом и энергией. Здесь мы рассмотрим только равновесные состояния открытых систем. Статистическое (термодинамическое) описание неравновесных систем хорошо разработано только для небольших отклонений от состояния равновесия, которые в природе встречаются редко и здесь рассматриваться не будут.

Рассмотрим систему, состоящую из N одинаковых ячеек, в каждой из которых в некоторый момент времени находится n_j частиц j -го сорта, и при этом энергия каждой ячейки равна E . Тогда в системе имеется Nn_j частиц j -го сорта и полная энергия системы равна NE (энергией взаимодейст-

вия ячеек пренебрегаем). Теперь надо допустить возможность обмена ячеек не только энергией, но и частицами.

Если в ячейке находится только одна частица, то энергия ячейки определяется номером ее дискретного состояния ν и набором обобщенных координат (параметров состояния) \mathbf{x} :

$$\varepsilon_{\nu} = \varepsilon(\nu, \mathbf{x}). \quad (2.1.48)$$

Если в ячейке находятся несколько частиц, то ее энергия будет зависеть еще и от того, какие частицы в нее попали:

$$\varepsilon_{\nu'} = \varepsilon(\nu', \mathbf{x}, n_{j\gamma}),$$

где ν' — номер дискретного состояния (он уже другой, отличный от номера в (2.1.48)), $n_{j\gamma}$ — число частиц сорта j . Второй символ соответствует номеру одного из возможных составов частиц в ячейке после того, как все составы были определены и занумерованы. Номер состава ячейки может изменяться от 1 до полного числа комбинаций всех возможных составов.

Зависимость состояния ячейки от состава определяется двумя числами: ν' и γ . Преобразуем двухмерный массив чисел $\{\nu', \gamma\}$ в одномерный массив чисел $\{i\}$, для чего достаточно перенумеровать все возможные комбинации индексов ν' и γ . Теперь каждому значению i будет соответствовать определенное состояние ячейки.

Обозначим через N_i число ячеек в состоянии i (общее число ячеек N не ограничено). Тогда

$$\begin{aligned} \sum_i N_i &= N, \\ \sum_i N_i \varepsilon_i &= NE, \\ \sum_i N_i n_{ji} &= Nn_j, \end{aligned}$$

где ε_i — энергия ячейки в i -м состоянии, n_{ji} — число частиц j -го сорта в ячейках, находящихся в i -м состоянии. Вероятность i -го состояния определяется долей ячеек в этом состоянии: $p_i = \frac{N_i}{N}$. Тогда из предыдущих

равенств получим систему уравнений-ограничений в виде

$$\begin{cases} \sum_i p_i = 1, \\ \sum_i p_i \varepsilon_i = E, \\ \sum_i p_i n_{ji} = n_j. \end{cases}$$

Используя в качестве неопределенных множителей Ω , β и α_j для первого, второго и третьего уравнений соответственно, с помощью общего формализма принципа максимума энтропии получим:

$$\Omega = \ln \sum_i \exp \left(-\beta \varepsilon_i - \sum_j \alpha_j n_{ji} \right), \quad (2.1.49)$$

$$p_i = \exp \left(-\Omega - \beta \varepsilon_i - \sum_j \alpha_j n_{ji} \right). \quad (2.1.50)$$

Функция $\Omega = \Omega(\beta, \mathbf{a}, \mathbf{x})$ называется большим потенциалом, где $\mathbf{a} = \{\alpha_1, \alpha_2, \dots\}$ — набор неопределенных множителей Лагранжа для уравнений, определяющих среднее число частиц каждого сорта в системе.

Для средних значений энергии и состава имеем:

$$E = -\frac{\partial \Omega}{\partial \beta} = \frac{\sum_i \varepsilon_i \exp \left(-\beta \varepsilon_i - \sum_j \alpha_j n_{ji} \right)}{\sum_i \exp \left(-\beta \varepsilon_i - \sum_j \alpha_j n_{ji} \right)}, \quad (2.1.51)$$

$$n_j = -\frac{\partial \Omega}{\partial \alpha_j}. \quad (2.1.52)$$

Среднее значение силы, соответствующей обобщенной координате x_k :

$$\langle F_k \rangle = \frac{1}{\beta} \frac{\partial \Omega}{\partial x_k}. \quad (2.1.53)$$

Выражение для энтропии системы принимает вид

$$S = k \left(\Omega + \beta E + \sum_j \alpha_j n_j \right). \quad (2.1.54)$$

Неопределенные множители α_j , иногда называемые потенциалами Планка, по отношению к переносу вещества играют такую же роль, как множитель β по отношению к переносу энергии.

Используя выражение для дифференциала большого потенциала

$$d\Omega = \frac{\partial \Omega}{\partial \beta} d\beta + \sum_j \frac{\partial \Omega}{\partial \alpha_j} d\alpha_j + \sum_j \frac{\partial \Omega}{\partial x_k} dx_k \quad (2.1.55)$$

и учитывая приведенные выше соотношения, получим для дифференциала энтропии следующее выражение:

$$dS = k \left(\beta dE + \sum_j \alpha_j dn_j + \beta \sum_j \langle F_k \rangle dx_k \right), \quad (2.1.56)$$

которое представляет собой обобщение соотношения (2.1.39) на случай открытых систем.

Проинтегрировав (2.1.56) при постоянных β , α_j и $\langle F_k \rangle$, получим:

$$S = k \left(\beta E + \sum_j \alpha_j n_j + \beta \sum_k \langle F_k \rangle x_k \right). \quad (2.1.57)$$

Сравнивая это соотношение с (2.1.54), получим:

$$\Omega = \beta \sum_k \langle F_k \rangle x_k. \quad (2.1.58)$$

Если единственной обобщенной координатой системы является объем, то

$$\Omega = \beta PV. \quad (2.1.59)$$

Большой потенциал очевидным образом связан с функцией сжимаемости, обычно используемой в вириальном разложении

$$\frac{\Omega}{N} = \frac{P\bar{V}}{RT},$$

где $R = N_A k$ — универсальная газовая постоянная, N_A — число Авогадро, \bar{V} — средний мольный объем системы.

Из (2.1.54) и (2.1.59) имеем:

$$TS = E + PV + kT \sum_j \alpha_j n_j. \quad (2.1.60)$$

Если система содержит только один тип частиц, то из (2.1.60) следует

$$-NkT\alpha = E + PV - TS = H - TS = G, \quad (2.1.61)$$

где H — введенная ранее функция состояния (энтальпия), а величина G имеет размерность энергии и называется свободной энергией Гиббса. Эта термодинамическая функция, так же как S и E , является функцией состояния системы. Она аддитивна и обладает многими полезными свойствами, вследствие чего наиболее часто используется при термодинамическом описании систем.

Величина $\mu \equiv \frac{G}{N}$ называется *химическим потенциалом* чистого компонента. Химический потенциал и потенциал Планка связаны очевидным образом: $\mu = -kT\alpha$ и $\alpha = -\beta\mu$. Химический потенциал, будучи средней мольной энергией Гиббса для данного компонента системы, очень удобен для описания процессов, связанных с переносом вещества в системе.

В силу аддитивности G для системы, состоящей из частиц разных сортов, получаем:

$$G = \sum_j \mu_j n_j. \quad (2.1.62)$$

Энтропия смешения идеальных газов

Если система состоит из хорошо перемешанных частиц разных сортов, то возникает дополнительная неопределенность относительно сорта произвольно выбранной частицы из системы. Если система содержит n_j частиц сорта j , то вероятность выбора частицы этого сорта равна

$$p_j = \frac{n_j}{\sum_{i=1}^c n_i} = x_j,$$

где c — число сортов частиц (компонентов) системы, поэтому дополнительная неопределенность выбора частицы из смеси равна

$$\Delta S = -k \sum_j p_j \ln p_j = -k \sum_j x_j \ln x_j.$$

В расчете на один моль частиц

$$\frac{\Delta \bar{S}}{R} = -\sum_j x_j \ln x_j. \quad (2.1.63)$$

Такой же результат можно получить и другим способом.

Пусть равновесная система состоит из ячеек объемом V_i . Температура и давление во всех точках системы одни и те же, т. е. $P_i = P$, $T_i = T$. Сумма объемов ячеек равна объему системы:

$$\sum_i V_i = V.$$

Если в каждой ячейке содержится n_i молей какого-либо газа, то энтропия ячейки равна

$$S_i = n_i \bar{S}_i,$$

где энтропия 1 моля газа равна

$$\bar{S}_i = \bar{C}_{P_i} \ln T - R \ln P_i + \bar{S}_{0_i} = \bar{C}_{V_i} \ln T + R \ln V_i + \bar{S}'_{0_i},$$

а энтропия всей системы —

$$S_1 = \sum_i S_i = \sum_i n_i (\bar{C}_{V_i} \ln T + R \ln V_i + \bar{S}'_{0_i}).$$

Если теперь убрать перегородки между ячейками и позволить газам хорошо перемешаться, то объем, занимаемый каждым газом увеличится от V_i до объема всей системы V , а энтропия системы станет равной

$$S_2 = \sum_i n_i \bar{C}_{V_i} + R \ln(V) \sum_i n_i.$$

Поэтому изменение энтропии, связанное с перемешиванием компонентов системы, равно

$$\Delta S = S_2 - S_1 = RN \ln V - R \sum_i n_i \ln V_i = R \sum_i n_i (\ln V - \ln V_i) = R \sum_i n_i \left(\ln \frac{V}{V_i} \right).$$

В случае идеального газа $PV_i = n_i RT$ и $PV = NRT$, поэтому $\frac{V_i}{V} = \frac{n_i}{N} = x_i$ и $\Delta S = -R \sum_i n_i \ln x_i$. В расчете на один моль получаем соотношение (2.1.63):

$$\frac{\Delta \bar{S}}{R} = - \sum_i x_i \ln x_i.$$

Общие условия равновесия

Второй закон термодинамики устанавливает, что

$$TdS = dQ + \sum_j (\langle F_j \rangle - F_j) dx_j,$$

и так как второе слагаемое в правой части всегда неотрицательно, то

$$TdS \geq dQ.$$

Пусть единственной обобщенной координатой будет пока V . Тогда $dQ = dE + PdV$, т. е.

$$TdS \geq dE + PdV. \quad (2.1.64)$$

Это неравенство называется неравенством Клаузиуса. Неравенство Клаузиуса связывает приращения параметров и функций состояния при самопроизвольном изменении состояния. Выведем систему виртуально из состояния равновесия так, что ее энергия, энтропия и объем изменятся на некоторые малые величины δE , δS и δV . Если теперь предоставить системе самой себе, то она самопроизвольно вернется в исходное состояние, при этом изменения соответствующих величин будут $-\delta E$, $-\delta S$ и $-\delta V$. Поэтому неравенство Клаузиуса примет вид $\delta E + P\delta V - T\delta S > 0$. Из него следует, что при самопроизвольных изменениях состояния $(\delta S)_{E,V} < 0$, что очевидно, поскольку в состоянии равновесия энтропия максимальна. Кроме того, $(\delta E)_{S,V} > 0$, т. е. полная энергия в состоянии равновесия минимальна. Условие строгости неравенства Клаузиуса обеспечивает устойчивость равновесия и накладывает дополнительные ограничения на возможные значения параметров системы.

Рассмотрим две подсистемы одной термодинамической системы, находящейся в состоянии термодинамического равновесия. Из общих принципов следует, что

$$\begin{aligned} S_1 + S_2 &= S = \text{const}, \\ E_1 + E_2 &= E = \text{const}, \\ n_{1j} + n_{2j} &= n_j = \text{const}. \end{aligned}$$

Следовательно, $dS_1 = -dS_2$, $dE_1 = -dE_2$, $dn_{1j} = -dn_{2j}$, $dV_1 = -dV_2$ и т. д. Для приращения энтропии имеем:

$$dS = \left(\frac{\partial S}{\partial E_1}\right)dE_1 + \left(\frac{\partial S}{\partial E_2}\right)dE_2 + \left(\frac{\partial S}{\partial V_1}\right)dV_1 + \left(\frac{\partial S}{\partial V_2}\right)dV_2 + \left(\frac{\partial S}{\partial n_1}\right)dn_1 + \left(\frac{\partial S}{\partial n_2}\right)dn_2 + \dots = 0,$$

откуда следует, что

$$\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right)dE + \left(\frac{P_1}{T_1} - \frac{P_2}{T_2}\right)dV - \left(\frac{\mu_1}{T_1} - \frac{\mu_2}{T_2}\right)dn_1 = 0.$$

В силу произвольности вариаций переменных получаем

$$T_1 = T_2, \quad P_1 = P_2, \quad \mu_1 = \mu_2. \quad (2.1.65)$$

Рассмотрим две системы, имеющие разные составы: $\{n_{1i}\}$ и $\{n_{2i}\}$. Для каждой системы в равновесии будут своя температура и свой набор химических потенциалов частиц. Если системы привести в контакт, при котором они могут обмениваться энергией и веществом, то после установления равновесия будет утеряна информация о начальных распределениях энергии и частиц. Поэтому вместо раздельных уравнений для средних

значений энергии и чисел частиц в подсистемах надо использовать суммарные уравнения для сложной системы, состоящей из двух подсистем:

$$\begin{aligned} E_1 + E_2 &= E = \text{const}, \\ n_{1i} + n_{2i} &= n_i = \text{const}. \end{aligned}$$

Так как этим уравнениям будет соответствовать по одному неопределенному множителю Лагранжа, то и вся система будет характеризоваться одними и теми же значениями температуры и химического потенциала каждого сорта частиц.

Если температуры подсистем одинаковы, но $\mu_{1i} \neq \mu_{2i}$, то в системе будет происходить перераспределение вещества (и энергии) до тех пор, пока химические потенциалы для каждого компонента не станут одинаковыми во всех частях подсистем. Поскольку

$$n_i = -\frac{\partial \Omega}{\partial \alpha_i}, \quad \sigma_{n_i}^2 = \frac{\partial^2 \Omega}{\partial \alpha_i^2}, \quad \alpha = -\beta \mu,$$

то

$$\frac{\partial n_i}{\partial \alpha_i} = -kT \frac{\partial n_i}{\partial \mu_i} = -\sigma_{n_i}^2 \leq 0. \quad (2.1.66)$$

Следовательно, при постоянной температуре вещество будет переноситься из областей с высокими значениями химического потенциала в области с низкими его значениями.

Рассматривая зависимость химического потенциала от концентрации одного компонента системы, можно показать, что в случае идеального газа она выражается соотношением

$$\mu_i = \tilde{\mu}_i^0 + kT \ln n_i,$$

или

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln P_i, \quad (2.1.67)$$

где P_i — относительное парциальное давление идеального газа i -го сорта, $\tilde{\mu}_i^0$ и μ_i^0 — функции температуры, значения которых зависят от принятой системы отсчета термодинамических величин.

Явления переноса

Явления переноса обусловлены хаотическим движением частиц, составляющих систему. К ним относятся процессы переноса энергии (теплопроводность), массы (диффузия) и импульса (вязкость). Описание процессов переноса

значений энергии и чисел частиц в подсистемах надо использовать суммарные уравнения для сложной системы, состоящей из двух подсистем:

$$\begin{aligned} E_1 + E_2 &= E = \text{const}, \\ n_{1i} + n_{2i} &= n_i = \text{const}. \end{aligned}$$

Так как этим уравнениям будет соответствовать по одному неопределенному множителю Лагранжа, то и вся система будет характеризоваться одними и теми же значениями температуры и химического потенциала каждого сорта частиц.

Если температуры подсистем одинаковы, но $\mu_{1i} \neq \mu_{2i}$, то в системе будет происходить перераспределение вещества (и энергии) до тех пор, пока химические потенциалы для каждого компонента не станут одинаковыми во всех частях подсистем. Поскольку

$$n_i = -\frac{\partial \Omega}{\partial \alpha_i}, \quad \sigma_{n_i}^2 = \frac{\partial^2 \Omega}{\partial \alpha_i^2}, \quad \alpha = -\beta \mu,$$

то

$$\frac{\partial n_i}{\partial \alpha_i} = -kT \frac{\partial n_i}{\partial \mu_i} = -\sigma_{n_i}^2 \leq 0. \quad (2.1.66)$$

Следовательно, при постоянной температуре вещество будет переноситься из областей с высокими значениями химического потенциала в области с низкими его значениями.

Рассматривая зависимость химического потенциала от концентрации одного компонента системы, можно показать, что в случае идеального газа она выражается соотношением

$$\mu_i = \tilde{\mu}_i^0 + kT \ln n_i,$$

или

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln P_i, \quad (2.1.67)$$

где P_i — относительное парциальное давление идеального газа i -го сорта, $\tilde{\mu}_i^0$ и μ_i^0 — функции температуры, значения которых зависят от принятой системы отсчета термодинамических величин.

Явления переноса

Явления переноса обусловлены хаотическим движением частиц, составляющих систему. К ним относятся процессы переноса энергии (теплопроводность), массы (диффузия) и импульса (вязкость). Описание процессов переноса

са можно провести в рамках представлений неравновесной термодинамики [3] и молекулярной физики [4]. Сначала рассмотрим молекулярно-физический подход. Здесь мы приведем только грубые рассуждения, точный вывод получаемых при этом соотношений можно найти, например, в [4].

Хаотичность означает, что нет выделенных направлений движения частиц в системе. Из общего формализма тогда следуют следующие соотношения между вероятностями:

$$p(v_x) = \frac{1}{2} p(\varepsilon_x) = \frac{1}{6} p(\varepsilon),$$

где $p(v_x)$ — вероятность того, что скорость частицы при движении вдоль оси Ox равна v_x притом что среднее значение энергии частицы равно ε . В силу произвольности выбора направления оси Ox это означает, что число частиц, движущихся в любом заданном направлении, равно $1/6$ от общего числа частиц.

Выберем произвольную малую площадку площадью A , перпендикулярную оси Ox в точке x_0 . Если концентрация частиц вблизи этой площадки равна n_0 , то за время Δt через эту площадку слева направо пройдут N_x частиц:

$$N_x = \frac{1}{6} n_0 v_x \Delta t A.$$

Пусть частицы переносят некое свойство a (массу, энергию и т. п.). Тогда возникает поток этого свойства, направленный вдоль оси Ox , равный $J_1 = a_1 \frac{1}{6} n_0 A v_x \Delta t$, где a_1 — среднее значение этого свойства в объеме $A v_x \Delta t$ слева от точки x_0 . Поток в обратном направлении будет равен $J_2 = a_2 \frac{1}{6} n_0 A v_x \Delta t$, где a_2 — среднее значение этого свойства в объеме $A v_x \Delta t$ справа от точки x_0 . Тогда суммарный поток J_a свойства a через площадку A в положительном направлении будет равен $J_1 - J_2$:

$$J_a = \frac{1}{6} n_0 A v_x \Delta t (a_1 - a_2).$$

Считая, что через площадку A проходят только частицы, испытавшие слева и справа от нее столкновения с другими частицами, в результате которых они приобрели скорость v_x , можно взять a_1 и a_2 в точках, отстоящих от x_0 на длину свободного пробега частиц. Она обычно невелика, поэтому функцию $a(x)$ можно разложить в ряд Тэйлора в точке x_0 и ограничиться линейным приближением:

$$a(x) = a(x_0) + \frac{\partial a}{\partial x} (x - x_0).$$

Тогда

$$a_1 - a_2 = \frac{\partial a}{\partial x} (x_1 - x_2) = -2 \langle l \rangle \frac{\partial a}{\partial x},$$

где $\langle l \rangle$ — средняя длина свободного пробега. Следовательно,

$$J_a = -\frac{1}{3} n_0 A \langle v_x \rangle \langle l \rangle \frac{\partial a}{\partial x},$$

или, для плотности потока,

$$j_{ax} = J_{ax} / A = -\frac{1}{3} n_0 \langle v_x \rangle \langle l \rangle \frac{\partial a}{\partial x}. \quad (2.1.68)$$

Такие же соотношения можно записать для каждой координаты. Это уравнение называется основным уравнением процессов переноса, а величина $(1/3)n_0 \langle v_x \rangle \langle l \rangle$ — коэффициентом переноса.

Если a имеет смысл средней тепловой энергии, приходящейся на одну частицу, то уравнение (2.1.68) описывает процесс теплопроводности:

$$a = E' = \frac{i}{2} kT = \frac{iRT}{2N_A} = \frac{\bar{c}_V}{N_A} T, \\ j_Q = -\frac{1}{3} n_0 \langle v_x \rangle \langle l \rangle \frac{\bar{c}_V}{N_A} \frac{\partial T}{\partial x} = -\lambda \frac{\partial T}{\partial x}. \quad (2.1.69)$$

где λ — теплопроводность. Полученное уравнение называется уравнением Фурье.

Если какая-либо часть системы движется относительно другой со скоростью u , то при прохождении частицы через границу между этими частями происходит перенос импульса, равного $p = mu$. Сила трения между частями, отнесенная к площади их соприкосновения, равна потоку импульса в направлении, перпендикулярном движению. В этом случае $a = mu$, поэтому

$$j_p = -\frac{1}{3} n_0 \langle v_x \rangle \langle l \rangle m \frac{\partial u}{\partial x} = -\eta \frac{\partial u}{\partial x}, \quad (2.1.70)$$

где η — динамическая вязкость. Это уравнение Максвелла.

Если концентрация частиц в какой-то части системы отличается от равновесной, то в соответствии с (2.1.66) должно происходить выравнивание концентраций каждого сорта частиц. При этом переносимой величиной будет избыток частиц данного сорта по сравнению с равновесной концентрацией в расчете на одну частицу: $a = n_1/n_0$, где n_0 — равновесная концентрация. Тогда

$$j_D = -\frac{1}{3}n_0 \langle v_x \rangle \langle t \rangle \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{n_1}{n_0} \right) = -\frac{1}{3} \langle v_x \rangle \langle t \rangle \frac{\partial n_1}{\partial x} = -D \frac{\partial n_1}{\partial x}, \quad (2.1.71)$$

где D — коэффициент самодиффузии. Это обобщенное уравнение Фика.

В линейной неравновесной термодинамике вводится понятие обобщенных сил, которые обусловлены градиентами интенсивных величин: температуры, концентрации, электрического потенциала и т. п. Соответствующие потоки сложным образом зависят от сил, но при небольших отклонениях от равновесия можно использовать линейное приближение. Тогда поток какого-либо свойства записывается в виде

$$J_i = \sum_j L_{ij} F_j, \quad (2.1.72)$$

где F_j — обобщенные силы, L_{ij} — так называемые феноменологические коэффициенты. Наличие сил и потоков приводит к изменению энтропии системы. Производством энтропии называют скорость изменения энтропии системы. Можно показать, что производство энтропии в единице объема связано с потоками и силами следующим соотношением:

$$\sigma = \sum_j F_j J_j, \quad (2.1.73)$$

а локальное производство энтропии σ связано с производством энтропии в системе соотношением:

$$\frac{dS}{dt} = \int_V \sigma(\mathbf{r}, t) dV, \quad (2.1.74)$$

где \mathbf{r} — радиус-вектор точки в системе, t — время и интегрирование производится по всему объему системы.

Из (2.1.72) следует, что потоки разных свойств связаны друг с другом, т. е. в системе должно наблюдаться взаимодействие потоков. При этом для феноменологических коэффициентов выполняется теорема взаимности Онсагера: $L_{ij} = L_{ji}$, которая позволяет уменьшить количество независимо определяемых коэффициентов.

Уравнение состояния

Термодинамическая система может существовать не при любых значениях параметров состояния. Соответствующее ограничение обычно имеет вид

$$f(P, V, T, \{x_i\}) = 0$$

и называется термическим уравнением состояния. Для идеального газа это уравнение хорошо известно:

$$PV = nRT,$$

где n — число молей газа. Кроме термического уравнения состояния, часто используют термодинамическое уравнение состояния. Если у системы нет других обобщенных координат, кроме объема, то

$$dE = TdS - PdV,$$

откуда

$$\left(\frac{\partial E}{\partial V}\right)_T = T\left(\frac{\partial S}{\partial V}\right)_T - P.$$

Одно из соотношений Максвелла: $\left(\frac{\partial S}{\partial V}\right)_T = \left(\frac{\partial P}{\partial T}\right)_V$, следовательно,

$$\left(\frac{\partial E}{\partial V}\right)_T = T\left(\frac{\partial P}{\partial T}\right)_V - P. \quad (2.1.75)$$

Таким же способом можно получить аналогичное выражение для энтальпии:

$$\left(\frac{\partial H}{\partial P}\right)_T = V - T\left(\frac{\partial V}{\partial T}\right)_P. \quad (2.1.76)$$

Эти два соотношения позволяют установить связь между параметрами состояния и термодинамическими функциями состояния. Так, например, для идеального газа из (2.1.75) и (2.1.76) следует, что $\left(\frac{\partial E}{\partial V}\right)_T = \left(\frac{\partial H}{\partial P}\right)_T = 0$.

Установление зависимости $f(P, V, T, \{x_i\}) = 0$ — задача эксперимента, поскольку теоретически определить ее в общем случае возможно только для очень простых моделей. Для реальных газов используют обычно уравнение состояния идеального газа с различными поправками. В настоящее время предложено более 150 различных уравнений состояния реального газа, из чего следует, что ни одного универсального уравнения не существует.

Наиболее простым и общеупотребительным является уравнение состояния, предложенное Ван-дер-Ваальсом. Учет конечного объема молекул газа, а также межмолекулярных взаимодействий в самых общих предположениях приводит к уравнению вида (для одного моля газа)

$$\left(P + \frac{a}{\bar{V}^2}\right)(\bar{V} - b) = RT,$$

где \bar{V} — средний мольный объем газа. Кроме уравнения Ван-дер-Ваальса иногда используются следующие уравнения состояния реального газа:

$$\left(P + \frac{a}{T\bar{V}^2}\right)(\bar{V} - b) = RT \quad (\text{Бертло}),$$

$$Pe^{\frac{a}{RT\bar{V}}}(\bar{V} - b) = RT \quad (\text{Дитеричи}),$$

$$P + \frac{a}{\bar{V}^2} = \frac{RT}{b} \ln\left(\frac{\bar{V}}{\bar{V} - b}\right) \quad (\text{Планк}),$$

$$\left(P + \frac{a}{T(\bar{V} + c)^2}\right)(\bar{V} - b) = RT \quad (\text{Клаузиус}).$$

Кроме эмпирических уравнений состояния используется так называемое вириальное разложение функции сжимаемости $\frac{P\bar{V}}{RT}$ по степеням обратного безразмерного среднего мольного объема \bar{v} (например, нормированного на средний объем, занимаемый молекулой газа). Вириальное разложение обычно имеет вид

$$\frac{P\bar{V}}{RT} = 1 + \frac{B_2}{\bar{v}} + \frac{B_3}{\bar{v}^2} + \dots$$

Коэффициенты B_i называются вириальными коэффициентами. Второй вириальный коэффициент (B_2) определяется парными столкновениями молекул газа, третий (B_3) — тройными. Очевидно, что чем выше порядок вириального коэффициента, тем меньше его вклад в величину функции сжимаемости. Основную роль играет второй вириальный коэффициент B_2 . При $T \rightarrow 0$ $B_2 < 0$, а при $T \rightarrow \infty$ $B_2 > 0$; температура, при которой $B_2 = 0$, называется точкой Бойля — в этой точке газ ведет себя как идеальный.

Надо отметить, что вириальное разложение расходится в критической точке и плохо сходится в конденсированной фазе.

Конденсированную фазу можно считать несжимаемой, т. е. $dV = 0$:

$$dV = \left(\frac{\partial V}{\partial T}\right)_P dT + \left(\frac{\partial V}{\partial P}\right)_T \left(\frac{\partial P}{\partial T}\right)_V dT = 0. \quad (2.1.77)$$

Учитывая стандартные соотношения для изобарного коэффициента теплового расширения

$$\left(\frac{\partial V}{\partial T}\right)_P = \alpha_P V$$

и для изотермического коэффициента сжимаемости

$$\left(\frac{\partial V}{\partial P}\right)_T = -\kappa_T V,$$

из (2.1.77) получим соотношение

$$P = \frac{\alpha_P}{\kappa_T \gamma}, \quad (2.1.78)$$

где $\gamma = \frac{1}{P} \left(\frac{\partial P}{\partial T}\right)_V$ — изохорный коэффициент давления. В правой части (2.1.78) стоят экспериментально определяемые величины. Их можно рассчитать для конкретной модели конденсированной фазы, поэтому это уравнение можно использовать в качестве уравнения состояния.

Летучесть

Выражение (2.1.67) для химического потенциала идеального газа неприменимо к реальным газам. Чтобы сохранить вид этого выражения в случае неидеального газа, по предложению Льюиса вводят специальную функцию давления и температуры $f(T, P)$, такую чтобы химический потенциал реального газа имел вид

$$\mu = \mu^0(T) + RT \ln f.$$

При этом требуется, чтобы $\lim_{P \rightarrow 0} \frac{f}{P} = 1$.

Для определения вида f учтем, что $\left(\frac{\partial \mu}{\partial P}\right)_T = \bar{V} = RT \left(\frac{\partial \ln f}{\partial P}\right)_T$, где \bar{V} — мольный объем газа. Тогда при постоянной температуре

$$d \ln f = \frac{1}{RT} \bar{V}(P) dP. \quad (2.1.79)$$

Отклонение свойств реального газа от свойств идеального газа учтем с помощью так называемого показателя реальности $\alpha(P)$: $\bar{V} = \frac{RT}{P} - \alpha(P)$. Подставляя в (2.1.79) и интегрируя от состояния 1 до состояния 2, получим:

$$\ln \frac{f_2}{f_1} = \ln \frac{P_2}{P_1} - \frac{1}{RT} \int_{P_1}^{P_2} \alpha(P) dP.$$

В пределе при $P_1 \rightarrow 0$ в силу произвольности выбора P_2 можем записать:

$$\ln(f) = \ln(P) - \frac{1}{RT} \int_0^P \alpha(P') dP'.$$

Величина $\frac{f}{P} \equiv \gamma$ называется коэффициентом летучести реального газа. Для γ получаем выражение

$$\gamma = \frac{f}{P} = \exp\left(-\frac{1}{RT} \int_0^P \alpha(P') dP'\right) = \exp\left(-\frac{\bar{\alpha}P}{RT}\right),$$

где $\bar{\alpha} = \frac{1}{P} \int_0^P \alpha(P') dP'$ — среднее значение α . При низких давлениях и доста-

точно высоких температурах $\left|\frac{\bar{\alpha}P}{RT}\right| \ll 1$, поэтому $\gamma \approx 1 - \frac{\bar{\alpha}P}{RT}$. Это выражение можно преобразовать следующим образом:

$$\gamma \approx \frac{P}{RT} \left(\frac{RT}{P} - \bar{\alpha}\right) = \frac{P}{RT} \bar{V} = \frac{P}{P_{id}}, \quad (2.1.80)$$

где P_{id} — давление идеального газа при тех же условиях.

Поскольку летучесть входит в выражение для химического потенциала реальной системы таким же образом, как давление входит в выражение для химического потенциала идеальной системы, то все уравнения, полученные для идеальных систем, могут применяться к реальным системам просто при замене давления на летучесть.

Максимальная полезная работа

Пусть при постоянных температуре и давлении происходит изменение свободной энергии системы $\Delta G_{T,P} = \Delta E + P\Delta V - T\Delta S$. При этом $\Delta E = Q - W$ в силу первого закона термодинамики. Следовательно,

$$\Delta G = (Q - T\Delta S) + P\Delta V - W. \quad (2.1.81)$$

Для обратимого процесса $Q \equiv Q_r = T\Delta S$, где индекс r обозначает обратимость процесса. Тогда

$$-\Delta G_{T,P} = W_r - P\Delta V, \quad (2.1.82)$$

т. е. уменьшение свободной энергии Гиббса системы равно разности максимальной работы, которую можно получить от системы, и работы против

сил внешнего давления (механической работы). Эта разность называется полезной работой (L). Таким образом, максимальная полезная работа системы при постоянном давлении и температуре равна уменьшению свободной энергии Гиббса. Точно так же можно показать, что при постоянном объеме и температуре $L = -\Delta F_{V,T}$.

Для бесконечно малых приращений $dG_{T,P} = dH - TdS$, при этом $dH = dQ_P$. Тогда

$$-dG = T \left(-\frac{dQ_P}{T} + dS \right). \quad (2.1.83)$$

В этом уравнении $-dQ_P/T$ — увеличение энтропии окружающей среды, поскольку в рассматриваемом процессе среда получила количество теплоты $-dQ_P$, а dS — увеличение энтропии системы. Выражение в скобках в правой части уравнения представляет собой полное изменение энтропии системы и окружающей среды. В любом самопроизвольном процессе эта величина положительна, поэтому изменение свободной энергии Гиббса в таком процессе должно быть отрицательным ($dG < 0$). В частности, это должно выполняться для флуктуаций G в состоянии равновесия, т. е. в состоянии равновесия свободная энергия Гиббса минимальна (система самопроизвольно возвращается в состояние равновесия после выхода из него в результате флуктуации).

Средние молярные и парциальные молярные величины

Однородной функцией порядка q переменных $\{y_i\}$ (здесь и далее фигурные скобки означают набор переменных, или вектор), $i = 1, 2, \dots, n$, называется такая функция $f(\{y_i\})$, что

$$f(\{\lambda y_i\}) = \lambda^q f(\{y_i\}), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.1.84)$$

Согласно теореме Эйлера, для однородной функции порядка q выполняется равенство

$$\sum_{j=1}^n y_j \frac{\partial f}{\partial y_j} = qf(\{y_i\}), \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.1.85)$$

Энтропия — однородная функция первого порядка относительно числа частиц в системе:

$$S = k \left(\Omega + \beta E + \sum_j \alpha_j n_j \right), \quad (2.1.86)$$

где n_j — число частиц j -го сорта в системе.

Из однородности энтропии следует однородность и других термодинамических функций, например

$$G(T, P, \lambda n_1, \lambda n_2, \dots) = \lambda G(T, P, n_1, n_2, \dots). \quad (2.1.87)$$

Величина $x_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^c n_i}$, где c — число компонентов в системе, называ-

ется мольной долей i -го компонента. Если в (2.1.87) положить

$$\lambda = \frac{1}{\sum_{j=1}^c n_j}, \quad (2.1.88)$$

то получим:

$$\bar{G}(T, P, x_1, x_2, \dots) = \lambda G(T, P, n_1, n_2, \dots), \quad (2.1.89)$$

где \bar{G} — средняя мольная свободная энергия Гиббса. Для любой экстенсивной функции состояния Z среднее мольное значение определяется аналогично (2.1.89):

$$\bar{Z} = \lambda Z, \quad (2.1.90)$$

где λ определена в (2.1.88).

Величина

$$z_i = \left(\frac{\partial Z}{\partial n_i} \right)_{T, P, \{n_{j \neq i}\}} \quad (2.1.91)$$

называется парциальным мольным значением величины Z .

Уравнение Гиббса—Дюгема

Из основного термодинамического тождества для равновесных процессов следует

$$TdS = dE + PdV - \sum_j \mu_j dn_j,$$

т. е. $dG_{T,P} = \sum_j \mu_j dn_j$, откуда

$$\mu_j = \left(\frac{\partial G}{\partial n_j} \right)_{T, P, n_{i \neq j}} \quad (2.1.92)$$

Это выражение показывает, что химический потенциал является парциальной мольной энергией Гиббса. Так как энтропия и другие термодинамические функции — однородные функции первого порядка относительно числа частиц, то в силу теоремы Эйлера об однородных функциях

$$Z = \sum_j n_j \left(\frac{\partial Z}{\partial n_j} \right) = \sum_j n_j z_j,$$

в частности

$$G = \sum_j n_j \mu_j. \quad (2.1.93)$$

Рассматривая G как функцию температуры, давления и числа частиц, имеем:

$$dG = \left(\frac{\partial G}{\partial T} \right)_{P,n} dT + \left(\frac{\partial G}{\partial P} \right)_{T,n} dP + \sum_j \left(\frac{\partial G}{\partial n_j} \right)_{P,T} dn_j.$$

В то же время из (2.1.81) имеем:

$$dG = \sum_j \mu_j dn_j + \sum_j n_j d\mu_j.$$

Сравнивая эти два выражения с учетом (2.1.80), получим:

$$\sum_j n_j d\mu_j = \left(\frac{\partial G}{\partial T} \right)_{P,n} dT + \left(\frac{\partial G}{\partial P} \right)_{T,n} dP = -SdT + VdP. \quad (2.1.94)$$

Полученное соотношение называется уравнением Гиббса—Дюгема. В частном случае, при постоянных давлении и температуре, оно упрощается:

$$\sum_j n_j d\mu_j = 0. \quad (2.1.95)$$

2.2. Кинетика химических реакций

Химические изменения в системах являются результатом совместного протекания ограниченного числа *элементарных реакций (процессов)*. Каждая элементарная реакция характеризуется *стехиометрическим уравнением* и *скоростью*. Стехиометрические уравнения реакций имеют вид



где m — число компонентов системы, v_{ri} и v'_{ri} — *стехиометрические коэффициенты*, ($v_{ri}, v'_{ri} \geq 0$), A_i — химические символы компонентов системы, индекс r соответствует номеру элементарной реакции. Набор величин $\gamma_i = v'_i - v_i$ определяет так называемый стехиометрический вектор элементарной реакции. Каждому символу A_i однозначно соответствует концентрация компонента c_i в системе.

Пусть N_i — число частиц компонента A_i в системе. Из пояснения к уравнению (2.2.1) ясно, что речь идет об изменении числа частиц i -го сорта в системе в одном элементарном акте реакции r :

$$\Delta_r N_i = v'_{ri} - v_{ri} = \gamma_{ri},$$

где Δ_r — изменение параметра (здесь N_i), относящееся к реакции r .

В произвольном числе актов ξ_r , прошедших за время Δt , $\Delta_r N_i = \xi_r \gamma_{ri}$ для любого i . Отсюда

$$\xi_r = \frac{\Delta_r N_i}{\gamma_{ri}}. \quad (2.2.1a)$$

Величина ξ_r называется химической переменной и характеризует степень прохождения реакции. Скорость v_r элементарной реакции r можно определить как число элементарных актов, происшедших в единицу времени в единице объема:

$$v_r = \frac{1}{V} \frac{\xi_r}{\Delta t} = \frac{1}{V} \frac{\Delta_r N_i}{\gamma_{ri} \Delta t}.$$

Переходя к пределу при $\Delta t \rightarrow 0$, получим:

$$v_r = \frac{1}{\gamma_{ri}} \frac{d_r c_i}{dt}, \quad (2.2.2)$$

где $c_i = \frac{N_i}{V}$ — концентрация i -го компонента. Просуммировав по всем реакциям, получим полную скорость изменения концентрации компонента A_i , т. е. скорость химической реакции:

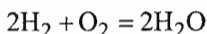
$$\frac{dc_i}{dt} = \sum_r \gamma_{ri} v_r. \quad (2.2.3)$$

Скорость реакции, как и концентрация компонента, — интенсивная величина, характеризующая систему в точке.

В химической литературе скорость химической реакции часто определяют как число молекул, реагирующих в единицу времени в единице объема, т. е. вместо (2.1.2) используется соотношение

$$v_{ri} = \frac{d_r c_i}{dt}. \quad (2.2.4)$$

При таком определении возникают некоторые неудобства, связанные с тем, что скорости, определенные по разным реагентам, могут не совпадать. Так, например, в реакции образования воды



скорость убыли водорода вдвое больше скорости убыли кислорода. Поэтому величину v_{ri} в (2.2.4) принято называть скоростью реакции по i -му компоненту, а скорость, определяемую (2.2.2), — скоростью реакции в целом.

В приведенных выше соотношениях вместо числа частиц N_i можно использовать число молей данных частиц в системе. При этом изменится только размерность скорости, а все соотношения останутся прежними.

Представление химической реакции в виде суперпозиции элементарных стадий называется определением *механизма (или схемы) реакции*. Механизм реакции зависит от масштаба времени, в котором проводится исследование системы. Те процессы, которые в грубой временной шкале казались элементарными, при более детальном рассмотрении могут оказаться сложными.

Для элементарных реакций в изолированных и пространственно однородных химических системах выполняется *закон действия масс* (ЗДМ):

$$v_r = k_r(T, c) \prod_{i=1}^m c_i^{v_{ri}}, \quad (2.2.5)$$

где v_{ri} — стехиометрические коэффициенты элементарной реакции, $k_r(T, c) \geq 0$ — константа скорости этой реакции, зависящая от температуры и, в общем случае, от концентраций.

В случае сложной реакции, для которой механизм не уточняется, считают, что выполняется *основной постулат химической кинетики*: *Скорость химической реакции является степенной функцией концентраций реагирующих веществ*:

$$v_r = k_r(T, c) \prod_{i=1}^m c_i^{n_i}, \quad (2.2.6)$$

где показатели степени n_i — некоторые, определяемые экспериментально числа, а не стехиометрические коэффициенты. Число n_i называют *поряд-*

ком реакции по реагенту i , причем в отличие от стехиометрических коэффициентов в (2.2.5) n_i может быть и дробным, и отрицательным. Величину

$$n = \sum_{i=1}^m n_i \text{ называют порядком реакции.}$$

Число частиц, участвующих в элементарном акте, называется *молекулярностью реакции*. Молекулярность — всегда целое число, обычно не превышающее 3. Для элементарных реакций молекулярность и порядок реакции совпадают, для сложных — не обязательно.

Во многих практических случаях, когда в ходе реакции система не теряет гомогенности, выполняется постулат независимости элементарных актов: *Каждая элементарная стадия сложной реакции протекает независимо от других элементарных стадий.*

В ходе сложной реакции ее скорость и скорости ее элементарных стадий могут меняться, при этом константы скоростей также изменяются. При некоторых условиях скорость реакции может оставаться в течение длительного времени постоянной. Тогда реакция называется *стационарной*. При приближении к стационарному режиму может возникнуть режим, когда константы скоростей элементарных стадий становятся постоянными, хотя скорость реакции еще изменяется. Такой режим называют *предстационарным*.

Если для какой-либо элементарной стадии $v_i < v_j$ для всех $j \neq i$, то говорят, что i -я стадия сложной реакции является *лимитирующей стадией*. В этом случае стационарная скорость сложной реакции равна скорости лимитирующей стадии.

Скорость реакции может определяться либо скоростью элементарного химического акта, либо диффузией реагентов к месту реакции и продуктов — от него. В первом случае говорят, что реакция идет в *кинетической области*, во втором — в *диффузионной области*. Возможны, конечно, и любые промежуточные варианты. В биологических системах реакции очень часто идут в диффузионных областях.

Константа равновесия

В природе нет необратимых реакций, подобных (2.2.1). Для каждого элементарного процесса существует обратный ему процесс. В равновесной системе должен выполняться принцип детального равновесия, в силу которого скорости прямой и обратной реакций должны быть равны. В этом случае из постулатов химической кинетики следует, что

$$v_r = k_r \prod_i c_{ai}^{n_i} = v_{-r} = k_{-r} \prod_f c_{bf}^{n_f},$$

где c_{ai} и c_{bf} — концентрации исходных реагентов и продуктов реакции соответственно.

Следовательно,

$$\frac{\prod_f c_{bf}^{n_f}}{\prod_i c_{ai}^{n_i}} = \frac{k_r}{k_{-r}} = K(T) = \text{const.} \quad (2.2.7)$$

Величина $K(T)$ называется константой равновесия данной химической реакции. Она зависит от температуры (может зависеть от давления и от концентраций компонентов) и полностью характеризует состояние химического равновесия в заданных условиях.

Зависимость скорости реакции от температуры

Экспериментально установлено, что при изменении температуры на постоянное число ΔT скорость реакции изменяется в одно и то же число раз $q_{\Delta T}$. Принято рассчитывать это изменение для $\Delta T = 10$. Тогда для простых химических реакций

$$q_{10} = \frac{v_{T+10}}{v_T} = \frac{k_{T+10}}{k_T}, \quad \frac{v_{T+10m}}{v_T} = \frac{k_{T+10m}}{k_T} = q_{10}^m,$$

и для q_{10} выполняется правило Вант-Гоффа: $2 \leq q_{10} \leq 4$.

Исследуя зависимость константы равновесия от температуры, Вант-Гофф получил уравнение

$$\frac{d \ln K}{dT} = \frac{\Delta H}{RT^2},$$

где ΔH — изменение энтальпии системы при прохождении реакции. Он предположил, что $\Delta H = E_1 - E_{-1}$, где E_1 и E_{-1} не имеют конкретного смысла, но по размерности совпадают с энергией. Тогда

$$\frac{d \ln k_1}{dT} - \frac{d \ln k_{-1}}{dT} = \frac{E_1}{RT^2} - \frac{E_{-1}}{RT^2},$$

что позволяет положить

$$\frac{d \ln k}{dT} = \frac{E_a}{RT^2} + \text{const.} \quad (2.2.8)$$

Так как ΔH зависит от температуры, то и $E_a = E_a(T)$. На основании экспериментальных данных Аррениус показал, что $\text{const} = 0$, что позволило ему предложить теорию, описывающую зависимость константы скорости реакции от температуры. Уравнение (2.2.8), записанное в виде

$$\frac{d \ln k}{dT} = \frac{E_a}{RT^2} \quad (2.2.9)$$

или

$$k = A e^{-\frac{E_a}{RT}}, \quad (2.2.10)$$

называется уравнением Аррениуса.

Основные положения теории активных столкновений Аррениуса:

- для протекания любой реакции необходимо столкновение молекул;
- в реакции участвуют только активные молекулы, т. е. кинетическая энергия сталкивающихся молекул должна превышать порог активации E_a ;
- в ходе реакции не изменяется распределение молекул по энергиям (адиабатическое приближение).

На основании этих положений и законов молекулярной физики можно получить уравнение для скорости бимолекулярной реакции, протекающей при столкновении двух молекул, A и B , в виде

$$k = \pi d^2 \sqrt{\frac{k_B T}{2\pi\mu}} \frac{N_A}{10^3} e^{-E_{AB}/RT}, \quad (2.2.11)$$

где d — сумма эффективных радиусов молекул, k_B — константа Больцмана, μ — приведенная масса молекул, E_{AB} — минимальная энергия прямого столкновения молекул, при которой возможно протекание реакции. Величина E_{AB} имеет такой же смысл, как энергия активации Аррениуса, однако отличается по величине. Логарифмируя, получим:

$$\ln k = \ln \left(4\pi r^2 10^{-3} N_0 \sqrt{\frac{k_B}{2\pi\mu}} \right) + \frac{1}{2} \ln T - \frac{E_{AB}}{RT}.$$

Продифференцировав по T , имеем:

$$\frac{d \ln k}{dT} = \frac{1}{2T} + \frac{E_{AB}}{RT^2} = \frac{E_a}{RT^2},$$

откуда

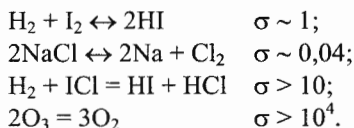
$$E_a = E_{AB} + \frac{1}{2} RT.$$

При средних температурах $\frac{1}{2} RT \approx 1,5-2$ кДж/моль, E_{AB} — десятки кДж/моль.

Но и в этом случае есть реакции, для которых значения предэкспоненты A на несколько порядков отличается от расчетных. Для согласования с экспериментом вводится так называемый «стерический фактор», учитывающий геометрию столкновения:

$$k = \sigma \pi d^2 \sqrt{\frac{k_B T}{2\pi\mu}} e^{-\frac{E_{AB}}{RT}}. \quad (2.2.12)$$

Предполагалось, что $\sigma \leq 1$. Так и есть для большинства реакций, однако не для всех:



Считая, что в активированном состоянии молекулы находятся в химическом равновесии с компонентами системы, а его распад — лимитирующая стадия реакции, не зависящая от температуры, можно записать

$$k = K_c k^*,$$

где

$$K_c = e^{-\frac{\Delta F^*}{RT}} = e^{-\frac{\Delta U^*}{RT}} e^{\frac{\Delta S^*}{R}} \quad (2.2.13)$$

— константа равновесия, ΔF^* , ΔU^* и ΔS^* — свободная энергия, внутренняя энергия и энтропия образования активированного комплекса соответственно.

Теория активных столкновений впервые позволила выяснить смысл предэкспоненциального множителя в уравнении Аррениуса. Энергию активации часто называют активационным барьером.

После возникновения квантовой механики была разработана теория абсолютных скоростей реакций, или теория активированного комплекса, целью которой был расчет констант скоростей реакций на основании данных о свойствах участвующих в реакциях молекул.

В этой теории сталкивающиеся молекулы рассматриваются как квазичастица, адиабатически движущаяся по поверхности потенциальной энергии (ППЭ) в пространстве координат атомов реагентов. Это движение может быть описано в терминах классической механики. Потенциальному барьеру активации на ППЭ соответствует седловая точка, в окрестности которой квазичастица необратимо превращается в активированный ком-

плекс, который затем, пройдя через барьер, превращается в продукты реакции. При этом в активированном комплексе происходит попеременная трансформация друг в друга трансляционных и колебательных степеней свободы. Так же как в теории Аррениуса, считается, что образование активированного комплекса не приводит к нарушению распределения Больцмана в системе, т. е. он находится в химическом равновесии с реагентами. Существуют несколько подходов к теоретическому описанию такой модели бимолекулярной реакции, но все они приводят к одному и тому же уравнению для константы скорости:

$$k = \frac{k_B T}{h} K^\ddagger, \quad (2.2.14)$$

где

$$K^\ddagger = \frac{Z^\ddagger}{Z_1 Z_2 \dots} e^{-E_0^\ddagger / k_B T} \quad (2.2.15)$$

— константа равновесия для активированного комплекса, Z^\ddagger, Z_1, Z_2 — статистические суммы по состояниям для активированного комплекса и реагентов, E_0^\ddagger — разность энергий нулевых колебаний активированного комплекса и молекул реагентов, равная энтальпии реакции при абсолютном нуле температуры.

Для учета возможной неадиабатичности движения квазичастицы по ППЭ, а также некоторых других эффектов, не учитываемых описанной выше простой моделью, в уравнение (2.2.14) вводят так называемый трансмиссионный коэффициент κ :

$$k = \kappa \frac{k_B T}{h} K^\ddagger. \quad (2.2.15)$$

В большинстве случаев κ по величине близок к единице.

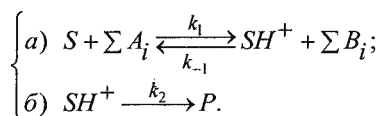
Катализ

Катализ — ускорение химической реакции в присутствии вещества, участвующего в промежуточных стадиях и регенерируемого в конечной реакции. Катализатор присутствует и в исходных реагентах, и в продуктах реакции. Концентрация катализатора может быть очень мала, например CuSO_4 в концентрации 10^{-13} М (1 М = 1 моль/л) заметно ускоряет окисление сульфита ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$) кислородом воздуха. Катализатор не влияет на концентрационную константу равновесия.

Гомогенный катализ

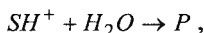
При гомогенном катализе катализатор и реагенты образуют одну фазу. Различают следующие виды гомогенного катализа: кислотно-основной, окислительно-восстановительный, координационный, газофазный, ферментативный.

Обобщенная кислота (кислота Бренстеда) — вещество, являющееся донором протонов. Обобщенное основание — акцептор протонов:



Здесь A_i — обобщенные кислоты, B_i — сопряженные с ними обобщенные основания.

Если стадия б) идет с участием воды:



то механизм называется протолитическим. Константы скорости в этом случае — эффективные: $k_1 = \sum_i k_{A_i} A_i$, $k_{-1} = \sum_i k_{B_i} B_i$ (параллельные реакции).

Скорость образования продуктов:

$$v = \dot{P} = k_2 SH^+.$$

$\frac{d[SH^+]}{dt} H^+ = k_1 S - k_{-1} SH^+ - k_2 SH^+ = 0$ — приближение Боденштейна—Семёнова, откуда

$$SH^+ = \frac{k_1 S}{k_{-1} + k_2}.$$

Введем константу диссоциации:

$$SH^+ \xrightleftharpoons{K_{SH}} S + H^+, \\ K_{SH} = \frac{S_e \cdot H^+}{SH_e^+},$$

где индекс e означает равновесное значение.

Если на стадии а) устанавливается равновесие, то

$$K = \frac{k_1}{k_{-1}} = \frac{\sum k_{A_i} A_i}{\sum k_{B_i} B_i} = \frac{SH_e^+}{S_e} = \frac{H^+}{K_{SH}}.$$

Для скорости реакции имеем:

$$v = \frac{k_1 k_2 S}{k_{-1} + k_2} = k_H S,$$

где

$$k_H = \frac{k_1 k_2}{k_{-1} + k_2} = \frac{k_2 H^+ \sum k_{A_i} A_i}{K_{SH} \sum k_{A_i} A_i + k_2 H^+}.$$

Если $k_{-1} \ll k_2$, то $k_H \approx \sum_i k_{A_i} A_i$, т. е. скорость реакции пропорциональна концентрации катализатора. Если же $k_2 \ll k_{-1}$, то $k_H = \frac{k_2}{K_{SH}} H^+$.

Гетерогенный катализ

Скорость химической реакции увеличивается при наличии границ разделов фаз. В реакции можно выделить пять стадий: транспорт веществ к поверхности раздела фаз; адсорбция; химическое превращение; десорбция продуктов; диффузия веществ от поверхности.

Фактически в процессе участвуют особые участки поверхности — активные центры. Удельной поверхностью называют поверхность катализатора в расчете на единицу массы.

Промоторы — это вещества, увеличивающие активность катализатора.

Диффузия описывается первым законом Фика: $j = DVC$.

Диффузионный слой Нернста: 20–50 мкм (δ). В диффузионном слое $\nabla C = \text{const}$.

Скорость химической реакции можно представить в виде $v = kSC_S$, где C_S — поверхностная концентрация реагента. Скорость диффузии:

$$v_{\text{диф.}} = \frac{dn}{dt} = JS \approx \frac{SD(C_V - C_S)}{\delta} \equiv S\beta(C_V - C_S),$$

где $\beta = D/\delta$.

В стационарном режиме $v = v_{\text{диф.}}$, т. е. $C_S = C_V \frac{\beta}{k + \beta}$.

Если реакция быстрая, т. е. $k \gg \beta$, то $k_{\text{эф.}} = \beta$, и говорят, что реакция протекает во внешней диффузионной области. Если $k \ll \beta$, то скорость реакции определяется химическим превращением, и реакция идет во внешней кинетической области.

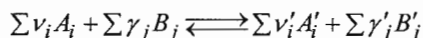
Если диффузия в порах идет быстрее, чем химическая реакция, то концентрация в порах постоянна и примерно равна C_S . Для модельной по-

ры (цилиндр радиуса r и длины $2L$) $v_k = 2\pi r L k C_S^n$ (для реакции n -го порядка). Реакция идет во внутренней кинетической области.

Если диффузия медленная, то концентрация в поре может упасть до нуля. В этом случае реакция идет во внутренней диффузионной области и ее скорость определяется соотношением

$$v_{\text{внутр.диф.}} = \pi r \sqrt{2r} \sqrt{kDC_S^2} \frac{n+1}{2}$$

Пусть скорость реакции может быть записана в виде $v = \dot{n}_i / (v_i S)$, где v_i — стехиометрический коэффициент для реагента n_i . Пусть реакция имеет вид



и протекает в один элементарный акт. Здесь A_i — вещества, реагирующие из адсорбированного состояния, B_i — вещества, реагирующие из объемной фазы, A' и B' — соответственно продукты.

В ходе реакции число занятых адсорбционных центров увеличивается на Δv , т. е. скорость реакции возрастает в $\mathcal{G}_0^{\Delta v}$ раз, где \mathcal{G}_0 — доля свободной поверхности. Считая $\mathcal{G}_{A_i} \approx A_i$, для скорости прямой реакции (протекающей слева направо) получим

$$\bar{v} = \bar{k} \mathcal{G}_{A_1}^{\gamma_1} \mathcal{G}_{A_2}^{\gamma_2} \dots \mathcal{G}_0^{\Delta v} B_1^{\gamma_1} B_2^{\gamma_2} \dots,$$

что представляет собой запись закона «действующих поверхностей».

Соответственно, для обратной реакции (справа налево) имеем уравнение

$$\bar{v} = \bar{k} \mathcal{G}_{A_i}^{\gamma_i} \dots B_1^{\gamma_1} \dots,$$

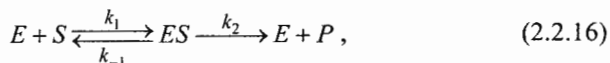
в котором нет $\mathcal{G}_0^{\Delta v}$.

Ферментативные реакции

Ферменты — катализаторы белковой природы, обладающие высокой специфичностью. По отношению к ферментативным реакциям соединение, подвергающееся химическому превращению с участием фермента, называется его субстратом (обычно обозначается S). Соединения, влияющие на скорость ферментативной реакции, называются модификаторами (M); среди модификаторов выделяют ингибиторы (I), замедляющие реакцию, и активаторы (A), ускоряющие ее. В записи химической реакции с

участием фермента сам фермент обычно обозначается буквой E (от англ. *enzyme* — фермент).

Одним из первых механизмов ферментативных реакций был механизм Михаэлиса—Ментен для реакции инверсии сахарозы под действием инвертазы дрожжей:



где ES — комплекс фермента с субстратом (фермент-субстратный комплекс, ФСК), P — продукты реакции.

Михаэлис и Ментен считали первую стадию квазиравновесной с константой равновесия (диссоциации) K_S . Введя обозначения $[ES] \equiv x$, $[S] \equiv s$, $[E] \equiv e$, получим $K_S = \frac{es}{x}$. Обычно начальные концентрации e_0 и s_0 считаются известными. Тогда из условия материального баланса имеем соотношения $e + x = e_0$ и $s + x = s_0$, следовательно,

$$x = \frac{es}{K_S} = \frac{(e_0 - x)s}{K_S} = \frac{e_0}{1 + \frac{K_S}{s}},$$

и скорость реакции v равна

$$v = \frac{k_2 e_0}{1 + \frac{K_S}{s}}. \quad (2.2.17)$$

Бриггс и Холдейн развили более общий подход. В их модели первая стадия характеризуется двумя константами. Тогда для ФСК

$$x = k_1(e_0 - x)s - (k_{-1} + k_2)x.$$

Условие стационарности $\dot{x} = 0$, поэтому в стационарном состоянии $x = \frac{k_1 e_0 s}{k_1 s + (k_{-1} + k_2)}$, и скорость равна $v = \frac{k_2 e_0 s}{\frac{k_{-1} + k_2}{k_1} + s}$. Введя обозначения

$V_m = k_2 e_0$, $K_m = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}$, получим для скорости уравнение

$$v = \frac{V_m}{1 + \frac{K_m}{s}}, \quad (2.2.18)$$

известное как уравнение Михаэлиса—Ментен. Скорость реакции зависит от концентрации субстрата и двух параметров — характеристик данной реакции: V_m — максимальной скорости и K_m — константы Михаэлиса. Величина $k_2 = V_m/e_0$ называется числом оборотов фермента.

Линеаризованные формы уравнения Михаэлиса—Ментен (анаморфозы) позволяют легко определять кинетические параметры фермента графически:

- $\frac{s}{v} = \frac{K_m}{V_m} + \frac{s}{V_m}$ — анаморфоза Хейнса,
- $v = V_m - K_m \frac{v}{s}$ — анаморфоза Иди—Хофсти,
- $\frac{1}{v} = \frac{1}{V_m} + \frac{K_m}{V_m} \frac{1}{s}$ — анаморфоза Лайнуинвера—Берка.

Эти варианты уравнений удобны и широко используются, однако дают большие ошибки при определении кинетических параметров ферментативной реакции. Гораздо точнее их можно определить по анаморфозе Корниш-Боуден—Эйзенталя [9]:

$$V_m = v + \frac{v}{s} K_m.$$

В этом случае оценку значений K_m и V_m получают по медианам распределений их значений для каждой точки (s, v) .

Модель Михаэлиса—Ментен включает лишь один субстрат одного фермента. В общем случае фермент образует с субстратами и лигандами некие комплексы Ex_i , которые при присоединении других участников реакции могут превращаться в другие интермедиаты Ex_j , а Ex_j могут распадаться с образованием Ex_i . В зависимости от вида лигандов один и тот же интермедиат может участвовать в различных реакциях. Как и в модели Михаэлиса—Ментен, будем считать, что лимитирующими являются стадии образования продуктов из ФСК.

Введем безразмерную переменную $x_j = \frac{Ex_j}{E_0}$, $j = 1, 2, \dots, N-1$. Тогда

$$x_i + \sum_{\alpha_i} v_{\alpha_i} A_{\alpha_i} \xrightleftharpoons[k_{ji}]{k_{ij}} x_j + \sum_{\beta_j} v_{\beta_j} B_{\beta_j}. \quad (2.2.19)$$

Скорость изменения концентрации x_i за счет j -й реакции:

$$\dot{x}_{i,j} = -k_{ij} x_i \prod_{\alpha_i} A_{\alpha_i}^{v_{\alpha_i}} + k_{ji} x_j \prod_{\beta_i} B_{\beta_i}^{v_{\beta_i}}. \quad (2.2.20)$$

Введем обозначения: $w_{ij} = k_{ij} \prod_{\alpha_i} A_{\alpha_i}^{\nu_{\alpha_i}}$ и $w_{ji} = k_{ji} \prod_{\beta_i} B_{\beta_i}^{\nu_{\beta_i}}$, тогда

$$\dot{x}_{i,j} = w_{ji}x_j - w_{ij}x_i.$$

Полная скорость изменения концентрации x_i будет тогда равна

$$\dot{x}_i = \sum_{j \neq i}^N \dot{x}_{i,j} = \sum_{j \neq i}^N w_{ji}x_j - x_i \sum_{j \neq i}^N w_{ij}.$$

В стационарном режиме $\dot{x}_i = 0$ для всех i , поэтому получаем следующую систему уравнений:

$$\begin{cases} x_i = \frac{\sum_{j \neq i}^N w_{ji}x_j}{\sum_{j \neq i}^N w_{ij}}; \\ \sum_i x_i = E_0. \end{cases} \quad (2.2.21)$$

Для скорости образования продуктов теперь можно записать:

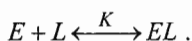
$$v = \sum_{i'} k_{i'}' x_{i'}, \quad (2.2.22)$$

где суммирование проводится по состояниям, из которых образуются продукты.

Для решения таких систем линейных алгебраических уравнений можно использовать теорию графов [8, 9].

Кооперативность

Связывание молекулы лиганда с ферментом можно описать уравнением реакции



Обозначая символом в квадратных скобках концентрацию соответствующего вещества, имеем:

$$[EL] = K[E][L].$$

Степень насыщения Y фермента E лигандом L описывается изотермой Ленгмюра:

$$Y = \frac{[EL]}{[E] + [EL]} = \frac{K[L]}{1 + K[L]}. \quad (2.2.23)$$

Этому уравнению подчиняется, например, связывание кислорода миоглобином, а для гемоглобина получаются большие расхождения между расчетом и данными эксперимента. В 1910 г. Хилл для описания гемоглобина предложил модель, в которой происходит связывание n молекул лиганда с n молекулами белка, объединенными в олигомер, — так называемое кооперативное связывание:



где K_n — константа равновесия. Связывание считается проходящим в одну стадию. При этом в растворе могут находиться олигомеры разных степеней полимеризации. Так для смеси мономеров с димерами ($n = 2$) степень насыщения белка лигандом равна

$$Y = \frac{\lambda K_2 [L]^2}{1 + K_2 [L]^2} + \frac{(1 - \lambda) K_1 [L]}{1 + K_1 [L]},$$

где λ — доля димера в растворе. Для более длинных полимеров получаются гораздо более сложные уравнения, поэтому Хилл предложил использовать эмпирическое уравнение следующего вида:

$$Y = \frac{K_H [L]^n}{1 + K_H [L]^n}, \quad (2.2.25)$$

или $\frac{Y}{1 - Y} = K_H [L]^n$.

Прологарифмировав последнее выражение, получим уравнение

$$\lg\left(\frac{Y}{1 - Y}\right) = \lg K_H + n \lg [L], \quad (2.2.26)$$

обычно называемое уравнением Хилла.

Два эмпирических параметра этого уравнения — коэффициент Хилла n и константа K_H — не имеют определенного физического смысла, хотя часто считают, что n — минимальное число центров связывания лиганда на олигомере белка. Обычно n — не целое число. Коэффициент Хилла называется также показателем кооперативности. Если $n < 1$, то говорят об «отрицательной» кооперативности.

Позже было показано, что гемоглобин состоит из 4-х субъединиц. Эдер предложил считать, что связывание кислорода с субъединицами происходит постадийно с разными константами связывания. Такой подход позволяет яснее понять смысл кооперативности: связывание лиганда с одним центром связывания приводит к изменению констант связывания других центров за счет их взаимодействия (кооперации) друг с другом. Модель

Эдера, как и более общие модели кооперативности, приводит к дробно-рациональным уравнениям для функции насыщения. В общем случае функцию насыщения можно записать в виде

$$Y = \frac{P_m([L])}{Q_n([L])},$$

где в числителе и знаменателе правой части стоят полиномы степеней m и n относительно концентрации лиганда, причем $m \leq n$.

Если фермент имеет разные центры связывания для субстрата и каких-либо лигандов, то его называют аллостерическим. Лигандами могут быть как низкомолекулярные соединения, так и белки. С особенностями кинетики реакций с участием аллостерических ферментов, которая, ввиду ее сложности, здесь не рассматривается, можно ознакомиться по специальной литературе [9, 10].

Кинетика ферментативных реакций с медленными конформационными стадиями

В некоторых случаях кинетика реакции, сходная с кооперативной, может быть обусловлена не наличием разных центров связывания субстрата или лигандов, а изменением свойств фермента в ходе реакции. В частности, известны гистерезисные ферменты, у которых начальная скорость реакции ниже стационарной. Известно также и явление «начальной вспышки», когда, наоборот, начальная скорость ферментативной реакции выше стационарной. Для описания таких явлений необходимо учесть распределение фермента по различным состояниям, возникающим в ходе реакции, и изменения свойств центров связывания в этих состояниях.

Для многих ферментов, особенно катализирующих реакции с большими изменениями свободной энергии, стадия, лимитирующая скорость полной реакции, сопряжена с медленными конформационными перестройками белковой макромолекулы. Непосредственный учет такой стадии при выводе уравнения для скорости ферментативной реакции позволяет получить более общие модели ферментативных процессов, чем в системах с дискретными (равновесными или стационарными) состояниями фермента. Впервые учет влияния медленных стадий конформационных превращений молекулы белка на кинетику ферментативной реакции был проведен Н. П. Сидоренко и В. И. Дещеревским. В их модели считалось, что распад ФСК в односубстратной одноферментной реакции приводит к образованию свободного фермента в неравновесном конформационном состоянии, которое медленно релаксирует к равновесному состоянию. При этом реакционная способность фермента непрерывно зависит от степени отклонения его конформации от равновесного состояния. Уравнение для скорости реакции,

полученное Дещеревским и Сидоренко, пригодно для описания гораздо более широкого класса ферментативных реакций, чем это возможно в приближении разумного числа дискретных промежуточных состояний.

В более общем случае надо полагать, что процессы релаксации и свободного фермента, и ФСК к равновесным состояниям могут занимать сравнимые времена. Модель ферментативной реакции с учетом таких медленных процессов конформационной релаксации была развита нами на основе работы Сидоренко и Дещеревского.

Будем считать, что отклонения конформаций макромолекулы свободного фермента и ФСК от равновесных состояний можно описать обобщенными «конформационными» координатами y и x соответственно. Удобно считать также, что эти переменные принимают значения в интервале от 0 при максимальном возмущении до 1 в равновесном состоянии (вообще говоря, они могут быть и векторными величинами.) Это позволит ввести линейную плотность концентрации неравновесных состояний ФСК $c_1(x, t)$ и свободного фермента $c_2(y, t)$ так, чтобы концентрация ФСК с координатой в интервале $(x, x + \Delta x)$ была равна $c_1(x, t)\Delta x$, а концентрация свободного фермента в диапазоне $(y, y + \Delta y)$ — $c_2(y, t)\Delta y$. На рисунке 2.2.1 представлен граф реакции, т. е. схематически изображены все возможные связи между участниками реакции.

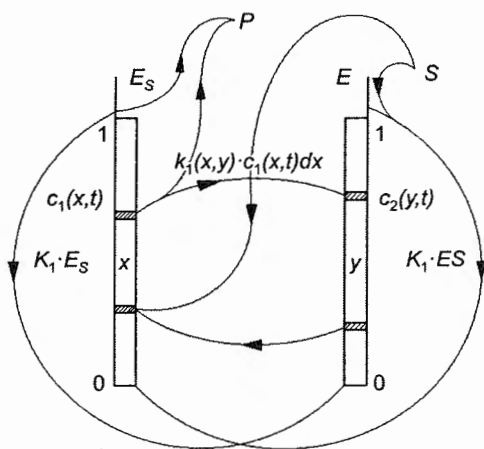


Рис. 2.2.1. Схема ферментативной реакции с учетом медленных конформационных изменений молекулы белка. E — концентрация свободного равновесного фермента; E_s — концентрация равновесного ФСК; $c_1(x, t)$, $c_2(y, t)$ — линейные плотности концентраций неравновесного ФСК и свободного фермента соответственно; $k_1(x, y)$ и $k_2(y, x)$ — константы скоростей распада неравновесного ФСК и связывания субстрата неравновесным свободным ферментом; K_1 , K_2 — скорости распада равновесных ФСК и свободного фермента; P , S — концентрации продукта и субстрата

Неравновесный ФСК в состоянии x может распадаться на продукт P и фермент в состоянии y с константой скорости реакции $k_1(x, y)$. Свободный фермент в состоянии y может присоединять субстрат S , образуя ФСК в состоянии x с константой скорости реакции $k_2(y, x)$. В каждом неравновесном состоянии с координатой x ФСК имеет конечную скорость движения по координате $w_1(x)$, а свободный фермент в состоянии y — конечную скорость релаксации $w_2(y)$ к равновесному состоянию ($y = 1$). Предполагается, что свойства ФСК, образованного неравновесным и релаксирующим ферментами, одинаковы, и исключается случай распада ФСК без образования продукта.

Изменение линейной плотности концентрации ФСК в состоянии x описывается кинетическим уравнением

$$\frac{\partial}{\partial t} c_1(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} (c_1(x, t) \cdot w_1(x)) - c_1(x, t) \cdot \int_0^1 k_1(x, y) dy + S \cdot \int_0^1 k_2(y, x) \cdot c_2(y, t) dy,$$

в котором первое слагаемое в правой части уравнения равно изменению плотности концентрации ФСК за счет потока релаксирующих комплексов, второй и третий члены равны скорости распада и образования неравновесного ФСК в состоянии x соответственно.

Изменение концентрации равновесного ФСК (E_s) равно разности потока релаксирующего ФСК из состояния $x = 1$ и скорости распада ФСК ($K_1 E_s$):

$$\frac{dE_s(t)}{dt} = w_1(1) \cdot c_1(1, t) - K_1 \cdot E_s,$$

где K_1 — постоянная скорости распада равновесного ФСК.

Уравнения для концентрации равновесного свободного фермента и линейной плотности концентрации релаксирующего фермента выводятся аналогично. Таким образом, система кинетических уравнений, описывающая данную модель ферментативной реакции, имеет вид

$$\frac{\partial}{\partial t} c_1(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} (c_1(x, t) \cdot w_1(x)) - c_1(x, t) \cdot \int_0^1 k_1(x, y) dy + S \cdot \int_0^1 k_2(y, x) \cdot c_2(y, t) dy, \quad (2.2.27)$$

$$\frac{\partial}{\partial t} c_2(y, t) = -\frac{\partial}{\partial y} (c_2(y, t) \cdot w_2(y)) + \int_0^1 k_1(x, y) \cdot c_1(x, t) dx - S \cdot c_2(y, t) \int_0^1 k_2(y, x) dx, \quad (2.2.28)$$

$$\frac{dE(t)}{dt} = w_2(1) \cdot c_2(1, t) - K_2 \cdot E(t) \cdot S, \quad (2.2.29)$$

$$\frac{dE_s(t)}{dt} = w_1(1) \cdot c_1(1, t) - K_1 \cdot E_s(t). \quad (2.2.30)$$

Полная концентрация фермента в течение всей реакции остается постоянной:

$$E_0 = E(t) + E_s(t) + \int_0^1 c_1(x, t) dx + \int_0^1 c_2(y, t) dy. \quad (2.2.31)$$

Выбор конкретного вида функций скорости релаксации $w_1(x)$, $w_2(y)$ и постоянных скоростей реакции $k_1(x, y)$, $k_2(y, x)$ зависит от свойств фермента и реакционной среды. Известно, что активность многих ферментов зависит от pH среды, температуры, давления, внешнего электрического или магнитного поля и т. д., поэтому в общем случае соответствующие функции должны содержать ряд параметров, учитывающих различные внешние воздействия на систему. Кроме того, они могут и явно зависеть от времени, если старение фермента оказывает влияние на его каталитические характеристики.

При выбранных характеристических функциях модели $k_1(x, y)$, $k_2(y, x)$, $w_1(x)$, $w_2(y)$ решение системы уравнений позволяет описывать поведение ферментативной активности во времени с учетом внешних воздействий. Для экспериментально измеренных макроскопических величин, например зависимости стационарной скорости реакции от концентрации субстрата, можно подобрать постоянные скорости реакции и скорости релаксации, наилучшим образом аппроксимирующие данные эксперимента, т. е. решить обратную задачу.

Зависимость скорости стационарной реакции от концентрации субстрата определим для частного случая нашей системы. Предположим, что свободный фермент из состояния с любым значением y , связывая субстрат S , всегда образует ФСК в состоянии $x = 0$, и после распада ФСК из состояния x всегда попадает в состояние максимального удаления от равновесия ($y = 0$).

Для постоянных скоростей реакции имеем: $k_1(x, y) = k_1(x)$, $k_2(y, x) = k_2(y)$. Тогда первое и второе уравнения системы утрачивают нелинейные члены:

$$\frac{\partial}{\partial t} c_1(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} (c_1(x, t) \cdot w_1(x)) - k_1(x) \cdot c_1(x, t), \quad (2.2.27')$$

$$\frac{\partial}{\partial t} c_2(y, t) = -\frac{\partial}{\partial y} (c_2(y, t) \cdot w_2(y)) - S \cdot k_2(y) \cdot c_2(y, t). \quad (2.2.28')$$

В стационарном случае, когда все левые части системы уравнений обращаются в нуль, скорость образования продукта равна

$$\dot{P} = K_1 \cdot E_s + \int_0^1 k_1(x) \cdot c_1(x, t) dt. \quad (2.2.32)$$

Подставляя найденные из уравнений (2.2.27') и (2.2.28') значения линейных плотностей концентраций неравновесных ФСК и свободного фер-

мента в (2.2.30) и (2.2.29) соответственно, находим стационарные значения концентраций равновесных ФСК (E_s) и фермента (E). Замечая, что суммарная по всем состояниям скорость распада ФСК равна количеству фермента, в единицу времени возвращающемуся в свободное состояние, и используя условие постоянства полной концентрации фермента, получаем для стационарной скорости реакции:

$$\dot{P} = \frac{E_0}{\int_0^1 \frac{\exp(-S \cdot \beta(y))}{w_2(y)} dy + \frac{\exp(-S \cdot \beta(1))}{K_2 \cdot S} + \int_0^1 \frac{\exp(-\alpha(x))}{w_1(x)} dx + \frac{\exp(-\alpha(1))}{K_1}}, \quad (2.2.33)$$

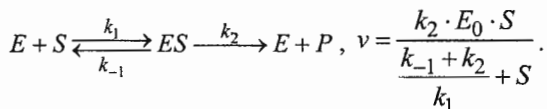
где введены обозначения:

$$\alpha(x) = \int_0^x \frac{k_1(z)}{w_1(z)} dz, \quad \beta(x) = \int_0^y \frac{k_2(z)}{w_2(z)} dz.$$

Если скорости релаксации свободного фермента и ФСК много больше соответствующих постоянных скоростей реакции связывания субстрата и образования продукта, то выражение для скорости стационарной реакции принимает вид

$$\dot{P} = \frac{K_1 \cdot E_0 \cdot S}{\frac{K_1}{K_2} + S}. \quad (2.2.34)$$

В данном виде оно, если пренебречь распадом ФСК без образования продукта ($k_{-1} = 0$), с точностью до обозначений совпадает с выражением для скорости стационарной двухстадийной ферментативной реакции, протекающей по механизму Михаэлиса—Ментен:



Отклонения от кинетики Михаэлиса—Ментен составляют скорее правило, чем исключение. Для описания таких отклонений обычно предполагают наличие аллостерических свойств ферментов, или существование у макромолекулы нескольких связывающих центров. Во всех таких случаях решением системы кинетических уравнений будет некая дробно-рациональная функция.

Выяснение того, какой механизм на самом деле реализуется в той или иной реакции, представляет собой довольно сложную задачу. Предположить

существование медленных релаксационных стадий в кинетике ферментативной реакции можно на основе анализа зависимости ферментативной активности от времени. Для нестационарного случая решение системы уравнений может быть легко найдено, если в системе субстрат присутствует в избыточной концентрации. Применяя преобразование Лапласа ко всей системе (2.2.27'), (2.2.28'), (2.2.29)–(2.2.31) с учетом начальных условий $E_s(0) = c_1(x, 0) = c_y(y, 0) = 0$, $E(0) = E_0$ и решая получившуюся систему для образов так же, как и в стационарном случае, получим для оригинала скорости накопления продукта $v(t)$ сумму постоянного слагаемого, равного скорости стационарной реакции (2.2.33), и ряда экспонент, показатели которых являются корнями характеристического уравнения, обращающими в нуль знаменатель в выражении для образа скорости реакции.

Скорость конформационной релаксации может быть очень чувствительна к присутствию различных веществ, влияющих на конформационную устойчивость белка, в частности модификаторов водородных связей, гидрофобных взаимодействий и т. п. Поэтому в рамках предложенной модели такие влияния легко учесть.

Нами был обнаружено, что тяжелая вода (D_2O) в малых концентрациях (< 1 % по объему) оказывает активирующее действие на Na,K-АТФазу, а в больших концентрациях — ингибирующее. В последнее время обнаружено множество эффектов малых концентраций биологически активных соединений в различных процессах на клеточном и молекулярном уровнях. Одно из объяснений этих эффектов основано на явлении параметрического резонанса, обусловленного медленной релаксацией белковой молекулы в ходе ферментативной реакции и совпадением среднего времени между столкновениями молекулы субстрата или модификатора с соответствующим центром связывания с оптимальной продолжительностью цикла ферментативной реакции. Предложенная выше модель ферментативной реакции предоставляет существенно больше возможностей для возникновения подобного резонанса, например за счет сокращения времени цикла при нелинейных зависимостях констант скоростей переходов или скоростей конформационной релаксации от обобщенных конформационных координат.

Рассмотренная выше модель ферментативной реакции с медленными релаксационными стадиями может быть легко адаптирована к описанию поведения любых сложных систем, а не только ферментных.

2.3. Химическое равновесие

Термодинамические системы, в зависимости от того, содержат они подсистемы или нет, подразделяются на гетерогенные и гомогенные. Подсистемы принято называть фазами (см. раздел 2.4), поэтому гомогенные системы однофазны, а гетерогенные содержат две или более фаз. В закры-

тых гомогенных системах изменение числа и типов частиц возможно только за счет химических превращений, которые происходят до достижения системой равновесного состояния. Равновесному состоянию соответствует минимум свободной энергии Гиббса (максимум энтропии, см. раздел 2.1), который и является критерием достижения системой равновесия.

Если в системе возможны химические реакции, их принято записывать в виде формулы (2.2.1):

$$\sum_{i=1}^m \nu_{ri} A_i \rightarrow \sum_{i=1}^m \nu'_{ri} A_i,$$

где m — число компонентов системы, ν_{ri} и ν'_{ri} — стехиометрические коэффициенты ($\nu_{ri}, \nu'_{ri} \geq 0$), A_i — химические символы компонентов системы, индекс r соответствует номеру элементарной реакции. Состояние равновесия системы характеризуется равенством скоростей прямых и обратных реакций, в результате чего средние значения концентраций компонентов в системе становятся постоянными. При описании состояния равновесия такой системы можно использовать аппарат равновесной термодинамики.

Для приращения свободной энергии Гиббса системы можем записать:

$$dG = -SdT + VdP + \sum_i \mu_i dN_i, \quad (2.3.1)$$

где μ_i — химический потенциал i -го компонента, dN_i — изменение числа частиц i -го компонента в данном равновесном процессе. Считая температуру T и давление P постоянными, получаем:

$$dG = \sum_i \mu_i dN_i. \quad (2.3.2)$$

Поскольку

$$G = \sum_i \mu_i N_i \quad (2.3.3)$$

и $dG = \sum_i \mu_i dN_i + \sum_i N_i d\mu_i$, то

$$\sum_i N_i d\mu_i = 0. \quad (2.3.4)$$

Последнее уравнение называется уравнением Гиббса—Дюгема.

В (2.3.3) сомножители в правой части зависят от ξ , поэтому, продифференцировав это равенство по химической переменной, получим:

$$\frac{dG}{d\xi} = \sum_i \mu_i \frac{dN_i}{d\xi} + \sum_i N_i \frac{d\mu_i}{d\xi} = \sum_i \gamma_{ri} \mu_i, \quad (2.3.5)$$

где учтено уравнение Гиббса—Дюгема и определение химической переменной (2.2.1а). Условию равновесия соответствует минимум свободной энергии Гиббса, поэтому должны выполняться соотношения $\frac{dG}{d\xi} = 0$ и

$$\frac{d^2G}{d\xi^2} > 0. \text{ Величина}$$

$$A = - \left(\frac{\partial G}{\partial \xi} \right)_{T,P} \quad (2.3.6)$$

называется сродством химической реакции. Состоянию равновесия соответствует $A = 0$. При $A > 0$ реакция идет слева направо, а при $A < 0$ — в обратном направлении.

Зависимость химического потенциала от концентрации частиц в случае идеального газа имеет вид

$$\mu_i = \mu_i^{\prime 0} + RT \ln c_i = \mu_i^0 + RT \ln P_i, \quad (2.3.7)$$

где c_i — молярная концентрация компонента, P_i — его парциальное давление; величины $\mu_i^{\prime 0}$ и μ_i^0 — стандартные химические потенциалы, являющиеся функциями температуры и зависящие от единиц измерения давления и концентрации.

В случае неидеальных систем вместо концентраций и давлений следует использовать активности a_i и летучести f_i соответственно, которые связаны с концентрациями и давлениями следующими соотношениями:

$$a_i = \gamma_i c_i, \quad (2.3.8)$$

$$f_i = \gamma_i' P_i, \quad (2.3.9)$$

где γ_i и γ_i' — коэффициенты активности, зависящие от температуры, концентраций и давлений компонентов системы. Коэффициенты активности, в зависимости от типа решаемых задач, принимаются равными 1 либо в пределе низких концентраций, либо для чистого компонента системы.

Таким образом, выражения для химического потенциала неидеальных систем оказываются формально такими же, как для идеальных:

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln f_i \quad (2.3.10)$$

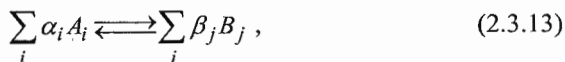
для газов и

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln a_i \quad (2.3.11)$$

для растворов. Из (2.3.5) и (2.3.6) можно получить:

$$A = -\sum_i \gamma_{ri} \mu_i = -\Delta_r G. \quad (2.3.12)$$

Величина $\Delta_r G$ называется изменением свободной энергии Гиббса в данной реакции. Рассмотрим систему, состоящую из смеси идеальных газов, поскольку для реальных систем в полученных формулах достаточно заменить давления на летучести или активности. Пусть в ней протекает реакция



где A_i и B_j — исходные реагенты и продукты реакции соответственно.

Из (2.3.12) и (2.3.7) следует, что

$$\begin{aligned} \Delta_r G &= \sum_j \beta_j \mu_{B_j}^0 - \sum_i \alpha_i \mu_{A_i}^0 + RT \left(\sum_j \beta_j \ln P_{B_j} - \sum_i \alpha_i \ln P_{A_i} \right) = \\ &= \Delta_r G^0 + RT \ln \frac{\prod_j P_{B_j}^{\beta_j}}{\prod_i P_{A_i}^{\alpha_i}}, \end{aligned} \quad (2.3.14)$$

где $\Delta_r G^0$ — стандартная энергия Гиббса для этой реакции. В этом соотношении все давления — относительные, т. е. нормированы на 1 бар или 1 атм, причем во втором слагаемом это давления в начале реакции.

При достижении равновесия $\Delta_r G = 0$, т. е.

$$\Delta_r G^0 = -RT \ln \frac{\prod_j \bar{P}_{B_j}^{\beta_j}}{\prod_i \bar{P}_{A_i}^{\alpha_i}}, \quad (2.3.15)$$

где знак «тильда» обозначает равновесное значение. Это соотношение принято записывать в виде

$$\Delta_r G^0 = -RT \ln K_P, \quad (2.3.16)$$

где K_P называется термодинамической константой равновесия. Если бы химический потенциал каждого компонента был выражен через мольные доли (x) или молярные концентрации (c), то получили бы концентрационные константы равновесия, которые связаны с термодинамической константой соотношениями (для идеального газа)

$$K_P = K_x P^{\Delta \nu} \quad (2.3.17)$$

и

$$K_P = K_c (RT)^{\Delta \nu}, \quad (2.3.18)$$

где P — общее давление в системе, $\Delta \nu = \sum_j \beta_j - \sum_i \alpha_i$. Для идеального га-

за K_P зависит только от температуры, а для конденсированных сред — от температуры и давления, поскольку в этом случае вместо давлений и концентраций используются летучести и активности. Термодинамическая константа равновесия всегда безразмерна. Если ее размерность указана, то это делается для того, чтобы определить шкалы давлений или концентраций.

Тепловой эффект реакции. Закон Гесса

Пусть в ходе реакции не совершается никакой работы, кроме механической. Тогда из первого закона термодинамики для перехода системы из начального состояния (1) в конечное (2) имеем:

$$Q_{12} = \Delta_{12}E + \int_1^2 P dV.$$

При постоянном объеме работа не совершается, поэтому

$$(Q_{12})_V = \Delta_{12}E_V.$$

При постоянном давлении

$$(Q_{12})_P = \Delta_{12}E_P + P\Delta_{12}V = \Delta_{12}H.$$

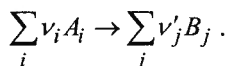
Величины, стоящие в правых частях этих уравнений, называются тепловыми эффектами процессов при постоянном объеме и при постоянном давлении соответственно. Тепловым эффектом реакции называется количество теплоты, которое выделяется или поглощается при необратимом протекании реакции при постоянном давлении или постоянном объеме и при условии, что система не совершает никакой работы, кроме механической, связанной с расширением, и что температуры продуктов реакции и исходных реагентов совпадают. Реакции, протекающие с выделением теплоты, называются экзэргоническими, а протекающие с поглощением теплоты, — эндэргоническими.

Для идеальных газов и их смесей внутренняя энергия является функцией только температуры (см. раздел 2.1), т. е. $\Delta_{12}E_V = \Delta_{12}E_P = \Delta_{12}E$. Для реальных газов при достаточно высоких температурах и низких давлениях это равенство выполняется приближенно. Поскольку внутренняя энергия и энтальпия являются функциями состояния системы, то тепловой

эффект реакции не зависит от пути процесса и определяется только начальным и конечным состояниями системы. Это утверждение, известное как закон Гесса, было сформулировано Г. И. Гессом в 1840 г. на основании результатов экспериментов.

Для реакций в конденсированной фазе изменения объема малы, поэтому $\Delta_r H \approx \Delta_r E$. Если реакция протекает в смеси идеальных газов, то $\Delta_r H = \Delta_r E + RT\Delta\nu$, где $\Delta\nu$ — изменение числа молей газов в ходе реакции. Стандартным тепловым эффектом (стандартной энтальпией) $\Delta_r H_T^0$ реакции при температуре T называют изменение энтальпии системы в ходе реакции между веществами, находящимися в стандартном состоянии. В качестве стандартного состояния для жидких и кристаллических состояний индивидуальных веществ принимается наиболее устойчивое состояние реальной системы при заданной температуре и давлении 1 бар. Для индивидуальных газов за стандартное состояние принимают гипотетическое состояние, соответствующее состоянию идеального газа при той же температуре и давлении 1 бар.

Для вычисления теплового эффекта реакции чаще всего используют два метода расчета: через стандартные энтальпии сгорания ($\Delta_b H_{298}^0$) и через стандартные энтальпии образования ($\Delta_f H_{298}^0$), которые приводятся в различных справочниках. Перепишем (2.2.1), явно выделив исходные реагенты и продукты реакции:



Тогда

$$\Delta_b H_{298}^0 = \sum_i \nu_i \Delta_b H_{298}^0(A_i) - \sum_j \nu'_j \Delta_b H_{298}^0(B_j)$$

или

$$\Delta_f H_{298}^0 = \sum_j \nu'_j \Delta_f H_{298}^0(B_j) - \sum_i \nu_i \Delta_f H_{298}^0(A_i).$$

Изобара реакции

Продифференцируем (2.3.16) по T при постоянном давлении:

$$\left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial T} \right)_P = -R \ln K_P - RT \left(\frac{\partial \ln K_P}{\partial T} \right)_P = \frac{\Delta_r G^0}{T} - RT \left(\frac{\partial \ln K_P}{\partial T} \right)_P,$$

откуда следует, что

$$\left(\frac{\partial \ln K_P}{\partial T}\right)_P = \frac{\Delta_r G^0}{RT^2} - \frac{1}{RT} \left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial T}\right)_P.$$

Используя теперь уравнение Гиббса—Гельмгольца, получим:

$$\left(\frac{\partial \ln K_P}{\partial T}\right)_P = \frac{\Delta_r H^0}{RT^2}, \quad (2.3.19)$$

где ΔH^0 — стандартный тепловой эффект реакции.

Полученное уравнение носит название изобары реакции. Точно так же, рассматривая производную по температуре от $\ln K_c$ при постоянном объеме, можно получить уравнение изохоры реакции в виде

$$\left(\frac{\partial \ln K_c}{\partial T}\right)_V = \frac{\Delta_r E^0}{RT^2}, \quad (2.3.20)$$

где ΔE^0 — стандартное изменение внутренней энергии для данной реакции. Оба уравнения удобнее записывать в другой, эквивалентной форме, которую приведем для (2.3.19):

$$\left(\frac{\partial \ln K_P}{\partial \left(\frac{1}{T}\right)}\right)_P = -\frac{\Delta_r H^0}{R}. \quad (2.3.21)$$

В этом случае для малых интервалов температур правую часть можно считать не зависящей от T , что соответствует линейной зависимости логарифма константы равновесия от обратной температуры.

Зависимость константы равновесия от давления

В случае газовых систем стандартный химический потенциал зависит только от температуры, поэтому, в соответствии с (2.3.16), константа равновесия газофазных реакций от давления не зависит. Для твердых и жидких веществ стандартный химический потенциал зависит как от температуры, так и от давления, поэтому и константа равновесия для реакций с участием таких веществ будет зависеть от тех же параметров.

Определим зависимость константы равновесия K_x (2.3.17) от давления, для чего воспользуемся связью между изменениями стандартной свободной энергии Гиббса и объема системы в стандартных условиях:

$$\left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial P}\right)_T = \Delta_r V. \text{ С другой стороны, } \left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial P}\right)_T = -RT \left(\frac{\partial \ln K_x}{\partial P}\right)_T. \text{ Следовательно, } \left(\frac{\partial \ln K_x}{\partial P}\right)_T = -\frac{\Delta_r V}{RT}.$$

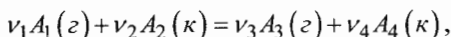
После интегрирования по давлению от стандартного состояния до состояния с давлением P получим:

$$\ln K_x(P) = \ln K_x(P^0) - \frac{1}{RT} \int_{P^0}^P \Delta_r V(P') dP' \approx \ln K_x(P^0) - \frac{\Delta_r V}{RT} (P - P^0).$$

Последнее приближенное равенство выполняется тем точнее, чем меньше сжимаемость веществ. При обычных условиях последний член в правой части мал и им можно пренебречь.

Гетерогенные равновесия

Химические реакции, в которых реагирующие вещества находятся в различных фазах, называются гетерогенными. Пусть между веществами A_1, A_2, A_3 и A_4 протекает гетерогенная реакция при постоянном давлении и постоянной температуре:



где символы « z » и « κ » означают конденсированную (твердую или жидкую) и газообразную фазы соответственно (далее эти символы опущены). Согласно общему условию равновесия

$$\sum_i v_i \mu_i = 0. \quad (2.3.22)$$

Если газообразные вещества A_1 и A_3 подчиняются законам идеальных газов, то их химические потенциалы можно записать в виде

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln \tilde{P}_j, \quad j = 1, 3,$$

где \tilde{P}_1 и \tilde{P}_3 — относительные парциальные давления компонентов A_1 и A_3 соответственно при достижении равновесия. Химические потенциалы μ_2 и μ_4 реагентов A_2 и A_4 , если последние не образуют растворов (твердых или жидких), являются постоянными величинами при $P = \text{const}$ и $T = \text{const}$. После подстановки значений μ_1 и μ_3 (2.3.22) легко преобразуется к виду

$$-\frac{1}{RT} \left[(v_3 \mu_3^0 + v_4 \mu_4) - (v_1 \mu_1^0 + v_2 \mu_2) \right] = \ln \left(\tilde{P}_3^{v_3} / \tilde{P}_1^{v_1} \right). \quad (2.3.23)$$

$\left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial P}\right)_T = \Delta_r V$. С другой стороны, $\left(\frac{\partial \Delta_r G^0}{\partial P}\right)_T = -RT \left(\frac{\partial \ln K_x}{\partial P}\right)_T$. Следовательно, $\left(\frac{\partial \ln K_x}{\partial P}\right)_T = -\frac{\Delta_r V}{RT}$.

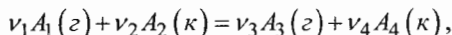
После интегрирования по давлению от стандартного состояния до состояния с давлением P получим:

$$\ln K_x(P) = \ln K_x(P^0) - \frac{1}{RT} \int_{P^0}^P \Delta_r V(P') dP' \approx \ln K_x(P^0) - \frac{\Delta_r V}{RT} (P - P^0).$$

Последнее приближенное равенство выполняется тем точнее, чем меньше сжимаемость веществ. При обычных условиях последний член в правой части мал и им можно пренебречь.

Гетерогенные равновесия

Химические реакции, в которых реагирующие вещества находятся в различных фазах, называются гетерогенными. Пусть между веществами A_1 , A_2 , A_3 и A_4 протекает гетерогенная реакция при постоянном давлении и постоянной температуре:



где символы « z » и « κ » означают конденсированную (твердую или жидкую) и газообразную фазы соответственно (далее эти символы опущены). Согласно общему условию равновесия

$$\sum_i \nu_i \mu_i = 0. \quad (2.3.22)$$

Если газообразные вещества A_1 и A_3 подчиняются законам идеальных газов, то их химические потенциалы можно записать в виде

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln \tilde{P}_j, \quad j = 1, 3,$$

где \tilde{P}_1 и \tilde{P}_3 — относительные парциальные давления компонентов A_1 и A_3 соответственно при достижении равновесия. Химические потенциалы μ_2 и μ_4 реагентов A_2 и A_4 , если последние не образуют растворов (твердых или жидких), являются постоянными величинами при $P = \text{const}$ и $T = \text{const}$. После подстановки значений μ_1 и μ_2 (2.3.22) легко преобразуется к виду

$$-\frac{1}{RT} \left[(\nu_3 \mu_3^0 + \nu_4 \mu_4) - (\nu_1 \mu_1^0 + \nu_2 \mu_2) \right] = \ln \left(\tilde{P}_3^{\nu_3} / \tilde{P}_1^{\nu_1} \right). \quad (2.3.23)$$

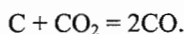
Все члены в левой части уравнения (2.3.23) при $T = \text{const}$ постоянны. Отсюда следует, что при постоянной температуре соотношение $\bar{P}_3^{v_3} / \bar{P}_1^{v_1}$ в правой части уравнения (2.3.23) должно быть также неизменным. Согласно определению,

$$\exp \left(- \frac{\sum_i \mu_i^0 \nu_i}{RT} \right) = K^0,$$

$$\bar{P}_3^{v_3} / \bar{P}_1^{v_1} = K^0 = f(T). \quad (2.3.24)$$

Величина K^0 называется стандартной константой химического равновесия для гетерогенной системы. Как видно из уравнения (2.3.24), в константу равновесия для гетерогенной реакции входят лишь парциальные давления газообразных веществ A_1 и A_3 . Примерами гетерогенных реакций могут служить следующие процессы:

- а) взаимодействие углерода с диоксидом углерода



В соответствии с (2.3.24) $K^0 = \bar{P}_{CO}^2 / \bar{P}_{CO_2}$.

- б) термическая диссоциация карбоната магния



В последнем случае константа равновесия будет равна $K^0 = \bar{P}_{CO_2}$.

Несмотря на то что константа равновесия гетерогенной реакции выражается через парциальные давления газообразных реагентов (A_1 и A_3), величина K^0 будет зависеть от свойств всех участников реакции (A_1 , A_2 , A_3 и A_4). Этот вывод непосредственно вытекает из уравнения (2.3.22), так как левая часть его содержит алгебраическую сумму химических потенциалов всех реагирующих веществ. Например, при термической диссоциации $MgCO_3$ и $CaCO_3$ выражение для константы равновесия одно и то же, $K^0 = \bar{P}_{CO_2}$, но величины констант различны, так как химические потенциалы $MgCO_3$ и MgO отличаются от химических потенциалов $CaCO_3$ и CaO .

Если гетерогенная реакция совершит один пробег при своем протекании, то для изменения энергии Гиббса будет справедливо следующее выражение:

$$[\Delta_r G(T)]_{P,T} = \sum_i \mu_i \nu_i = \left[(v_3 \mu_3^0 + v_4 \mu_4) - (v_1 \mu_1^0 + v_2 \mu_2) \right] + RT \ln \left(\bar{P}_3^{v_3} / \bar{P}_1^{v_1} \right), \quad (2.3.25)$$

где \tilde{P}'_1 и \tilde{P}'_3 — относительные парциальные давления газообразных веществ в момент их смешения. С учетом (2.3.21) и (2.3.22) уравнение (2.3.25) можно преобразовать к виду

$$[\Delta_r G(T)]_{P,T} = -RT \ln K^0 + RT \ln \left(\tilde{P}'_3^{\nu_3} / \tilde{P}'_1^{\nu_1} \right). \quad (2.3.26)$$

Для стандартного состояния системы уравнение изотермы реакции, как и для реакции, протекающей в газовой фазе, может быть представлено в виде

$$[\Delta_r G(T)]_{P,T} = -RT \ln K^0. \quad (2.3.27)$$

Величину $[\Delta_r G(T)]_{P,T}$ можно вычислить по уравнению (2.3.27), если известно экспериментальное значение константы равновесия, или по уравнению Гиббса—Гельмгольца:

$$\Delta_r G^0(T) = \Delta_r H^0(T) - T \Delta_r S^0(T). \quad (2.3.28)$$

Для расчета по (2.3.28) необходимо знать для каждого реагирующего вещества температурную зависимость теплоемкости, $C_p = f(T)$; стандартную теплоту образования, $\Delta_f H^0_{298}$; стандартную энтропию, S^0_{298} .

2.4. Фазовые равновесия

Фазой называется часть термодинамической системы (подсистема), имеющая определенную границу — поверхность раздела, при этом в пределах фазы все химические и физические свойства постоянны в отсутствие внешних полей. На поверхности раздела фаз происходит резкое изменение одного или нескольких параметров системы. В зависимости от консистенции фазы принято выделять различные ее агрегатные состояния: твердое, жидкое, газообразное. Понятие агрегатного состояния четко не определяется, поэтому используется, в основном, для удобства описания.

Если система состоит из одной фазы, она называется гомогенной, а во всех остальных случаях — гетерогенной. К гомогенным системам относятся смеси газов, кристаллы чистого вещества. Гомогенными системами могут быть сплавы металлов, растворы и амальгамы. Примерами гетерогенных систем могут служить смеси кристаллов разных веществ, в частности некоторые сплавы металлов, смеси жидкостей, ограниченно растворимых друг в друге, системы, состоящие из жидкости и ее насыщенного пара или раствора, граничащего с твердой фазой растворенного вещества, а также системы, содержащие одно и то же вещество в разных агрегатных состояниях, например, вода—лед и вода—пар. В зависимости от числа

фаз гетерогенная система может быть двухфазной, трехфазной или многофазной. Фазы, содержащие вещество в твердом или жидком состоянии, называются конденсированными. Каждая фаза, в принципе, может быть механически выделена из гетерогенной системы.

Гетерогенная система в обычных условиях может содержать только одну газовую фазу, а конденсированных фаз может быть несколько. Индивидуальные вещества, входящие в систему, называют составляющими систему веществами. Признаком составляющего вещества является то, что оно может существовать и вне системы. В растворах электролитов в результате диссоциации могут образовываться ионы, но ионы вне раствора в обычных условиях не существуют. Так, например, в водном растворе поваренной соли составляющими веществами являются вода и поваренная соль, а ионы гидроксония, гидроксила, натрия и хлора ими не являются.

Для описания состояния системы используют понятие компонента системы, которое отличается от понятия составляющего вещества. Число компонентов системы не превышает числа составляющих ее веществ. В отсутствие химических реакций в системе число компонентов равно числу составляющих веществ, а при возможности химических превращений веществ число компонентов меньше числа составляющих веществ на число независимых химических реакций. Таким образом, числом компонентов называют минимальное число индивидуальных веществ, из которых может быть составлена данная система.

Пример. При низких температурах смесь трех газов NO , O_2 и N_2 представляет собой трехкомпонентную систему, поскольку химические реакции между веществами не идут. При высоких температурах становится возможной реакция $\text{N}_2 + \text{O}_2 = 2\text{NO}$. Равновесное состояние системы характеризуется константой равновесия $K_p^0 = \tilde{P}_{\text{NO}}^2 / (\tilde{P}_{\text{N}_2} \tilde{P}_{\text{O}_2})$, поэтому число компонентов в этом случае уменьшается до двух. В частном случае, когда исходно в системе находился только оксид азота, после нагревания и установления равновесия концентрации (относительные парциальные давления) азота и кислорода оказываются равными, поэтому между концентрациями составляющих систему веществ существует дополнительная связь и такая система ведет себя как однокомпонентная.

При определении числа компонентов системы учитываются уравнения, связывающие равновесные концентрации составляющих систему веществ (или их относительные парциальные давления), а не количества веществ. Так, например, если система исходно содержала только карбонат магния, то при установлении равновесия в ней будут присутствовать три вещества: MgCO_3 , MgO и CO_2 , и состояние системы будет характеризоваться константой равновесия $K_p^0 = \tilde{P}_{\text{CO}_2}$. Следовательно, такая система состоит из двух компонентов. В то же время в рассмотренном выше примере система, обра-

зовавшаяся также из одного исходного вещества (NO), была однокомпонентной. Различие числа компонентов обусловлено различиями в числе уравнений-ограничений: в первом случае — одно, во втором — два.

Пример. Рассмотрим два водных раствора, один из которых содержит хлориды натрия и калия, а другой — хлорид натрия и бромид калия. В первом случае число компонентов равно трем (H_2O , NaCl, KCl), во втором — пяти (H_2O , NaCl, KCl, NaBr, KBr).

Если какие-либо составляющие могут участвовать в химических реакциях, но эти реакции не идут по кинетическим причинам (например, отсутствие катализатора) или же какие-то составляющие не могут проходить через границу содержащей их фазы, то эти составляющие считаются компонентами системы. Полностью нелетучих и нерастворимых веществ не существует, поэтому каждое вещество содержится в каждой фазе, хотя, возможно, и в ничтожных количествах. Например, вода и бензол взаимно нерастворимы, но было экспериментально показано, что в системе «бензол — вода» активность воды в обеих жидких фазах практически одинакова.

Общим условием равновесия закрытой системы (см. раздел 2.1) является максимум энтропии или минимум внутренней энергии (свободной энергии Гиббса, свободной энергии Гельмгольца, энтальпии) по всем ее внутренним параметрам. Обычно используется условие минимума свободной энергии. При этом в гомогенной системе минимуму энергии Гиббса соответствует химическое равновесие, а в гетерогенной — равновесие фаз определенного состава. В любом случае общее условие равновесия для закрытой системы имеет вид $dG_{P,T,n} = 0$.

Растворы

Раствором называется гомогенная система (или фаза), состав которой может непрерывно изменяться в некоторых пределах. Растворы бывают жидкие, твердые и газообразные, но здесь мы ограничимся только жидкими растворами. Раствор представляет собой смесь частиц разных сортов, между которыми могут идти химические реакции, приводящие к изменению состава и химических потенциалов компонентов (см. раздел 2.3), однако этот случай мы здесь рассматривать также не будем.

Важнейшими характеристиками раствора являются его состав (перечень составляющих веществ) и концентрации компонентов. Один из компонентов раствора, обычно тот, что имеется в избытке, называется растворителем, а остальные компоненты — растворенными веществами. Выбор растворителя условен. При перечислении компонентов раствора растворителю обычно приписывают наименьший индекс (0 или 1).

Наиболее распространены следующие способы выражения концентраций.

Молярность (c_i) — количество i -го компонента в молях (n_i), содержащееся в 1 л объема системы (полный объем системы V выражен в литрах или дм^3):

$$c_i = \frac{n_i}{V}.$$

Моляльность (m_i) — количество i -го компонента в молях (n_i), приходящееся на 1000 г растворителя (g_1 — масса растворителя, выраженная в граммах):

$$m_i = \frac{n_i}{g_1}.$$

Молярная доля (x_i) — отношение числа молей компонента (n_i) к общему числу молей в растворе:

$$x_i = \frac{n_i}{\sum_i n_i}.$$

Молярным содержанием называют молярную долю, выраженную в процентах.

Массовая доля (w_i) — отношение массы компонента (g_i) к общей массе раствора:

$$w_i = \frac{g_i}{\sum_i g_i}.$$

Массовым содержанием называют массовую долю, выраженную в процентах.

В лабораторной практике чаще всего используют молярные концентрации. При рассмотрении теоретических вопросов в физической химии удобнее использовать моляльные концентрации и молярные доли, поскольку в этом случае концентрация не зависит от температуры. Для пересчета одних концентраций в другие можно использовать следующие соотношения:

$$m_i = \frac{1000c_i}{1000\rho - \sum_{i=2}^C c_i M_i},$$

$$x_i = \frac{m_i}{\frac{1000}{M_1} + \sum_{i=2}^C m_i},$$

где ρ (г/см³) — плотность раствора, M_i — молярная масса i -го компонента, C — число компонентов в растворе.

Раствор называется *насыщенным* по данному веществу, если в заданных условиях это вещество (твердое, жидкое или газообразное) больше не переходит в раствор. Иначе говоря, система, содержащая нерастворенное вещество и раствор, находится в состоянии равновесия.

Для смесей газов выполняется закон Дальтона: полное давление в системе равно сумме парциальных давлений газов:

$$P = \sum_i P_i, \quad P_i = x_i P.$$

При растворении молекулы растворяемого вещества могут образовывать ассоциаты, приводящие к эффективному снижению числа растворенных частиц в растворе. С другой стороны, взаимодействуя с молекулами растворителя, молекулы растворяемого вещества могут распадаться, или диссоциировать. Если при диссоциации образуются заряженные частицы — ионы, то вещество называется электролитом, а диссоциация — электролитической. При диссоциации эффективное количество частиц в растворе увеличивается. Как при ассоциации, так и при диссоциации для описания свойств раствора одной лишь концентрации растворенного вещества недостаточно.

Диссоциацию характеризуют степенью диссоциации α — долей распавшихся частиц относительно полного количества частиц, введенных в раствор. Вещества, полностью диссоциирующие на ионы, называются сильными электролитами, и для них $\alpha = 1$. Для неэлектролитов $\alpha = 0$. Промежуточные значения α соответствуют слабым электролитам.

Если при диссоциации молекулы растворенного вещества образуется ν ионов, то полное число частиц в 1 л раствора равно сумме чисел образовавшихся ионов и частиц, не диссоциировавших на ионы: $\alpha \nu c + (1 - \alpha)c = c + \alpha c(\nu - 1)$. Отношение числа частиц к числу молекул, введенных в раствор, называется *изотоническим коэффициентом Вант-Гоффа* i :

$$i = 1 + \alpha(\nu - 1). \quad (2.4.0)$$

Сольватация

При образовании жидкого раствора изменяется пространственное распределение молекул растворителя, характер межмолекулярных взаимодействий. Различные модели растворов по-разному учитывают изменения, происходящие в системе при замещении молекул растворителя молекулами растворенного вещества. Энергетические и структурные изменения, происходящие при образовании раствора, называют процессом *сольватации*. При этом часто различают ближнюю и дальнюю сольватации,

т. е. выделяют в растворе две зоны: в непосредственной близости к частице (контактирующие с частицей) растворенного вещества и на большем удалении, получившие названия первичной и вторичной *сольватных оболочек*. Число молекул растворителя в первичной сольватной оболочке называют координационным числом сольватации данной частицы. Комплекс частицы растворенного вещества и молекул растворителя иногда называют сольватом.

Сольватация в водных растворах, или *гидратация*, очень сильна, особенно в растворах электролитов. Стабильность гидратной оболочки иона определяется кинетическими и термодинамическими факторами.

По Самойлову, кинетическая стабильность гидратов определяется энергией активации (см. раздел 2.2) процесса обмена молекулы растворителя из гидратной оболочки на молекулу из объемной фазы раствора. Количественно гидратацию можно охарактеризовать величинами τ_i/τ и $\Delta E_i = E_i - E$, где τ_i и τ — среднее время пребывания молекулы воды в положении равновесия в гидратной оболочке и в объемной фазе, E_i — энергия активации процесса обмена, E — энергия активации процесса самодиффузии в воде. Приближенно можно считать, что

$$\frac{\tau_i}{\tau} \approx e^{\frac{\Delta E_i}{RT}}$$

Если $\tau_i > \tau$, то $\Delta E_i > 0$ и гидратация называется положительной, если же $\tau_i < \tau$ ($\Delta E_i < 0$) — отрицательной. Величина ΔE_i определяется взаимодействием молекул растворителя с ионом и зависит, в основном, от размеров иона и строения его электронной оболочки.

Термодинамическая устойчивость сольвата определяется величиной изменения свободной энергии Гиббса при его образовании: $\Delta_s G = \Delta_s H - T \Delta_s S$, где индекс s соответствует процессу сольватации. Энтальпийная составляющая, как правило, существенно превышает энтропийную.

Теплоты растворения и разбавления

Изменение энтальпии системы при образовании раствора, т. е. при переходе вещества из газообразного, жидкого или твердого состояния в раствор, называется энтальпией (или теплотой) растворения $\Delta_s H$. Так же как и в случае химической реакции, процесс растворения может быть эндотермическим ($\Delta_s H > 0$) или экзотермическим ($\Delta_s H < 0$).

В зависимости от того, в каких условиях определяется тепловой эффект растворения, выделяют различные типы теплот растворения. Интегральной теплотой растворения называют изменение энтальпии при приготовлении раствора данного вещества с использованием чистого растворителя. Если же растворение вещества происходило уже в растворе, то изменение энтальпии

называют дифференциальной теплотой растворения. При этом также возможны различные ситуации. Наиболее важны из них следующие:

Первая интегральная теплота растворения: растворение 1 моля вещества в бесконечно большом объеме чистого растворителя (образуется бесконечно разбавленный раствор).

Полная интегральная теплота растворения: растворение 1 моля вещества в чистом растворителе, причем при полном растворении должен образоваться насыщенный раствор.

Дифференциальная теплота растворения: растворение 1 моля вещества в бесконечном объеме раствора этого вещества при заданной его концентрации. Дифференциальная теплота растворения в насыщенном растворе называется *последней теплотой растворения*.

Раствор заданной концентрации можно приготовить двумя способами: растворяя нужное вещество в чистом растворителе или разбавляя растворителем раствор известной концентрации. Последний способ называется разведением, и ему соответствует энтальпия (теплота) разведения: *энтальпией разведения* называется изменение энтальпии системы при разбавлении раствора известной концентрации, взятого в объеме, содержащем 1 моль растворенного вещества, чистым растворителем до заданной конечной концентрации. Тепловой эффект при добавлении 1 моля чистого растворителя к бесконечно большому объему раствора заданной концентрации называется *дифференциальной теплотой разведения*.

Для расчета энтальпии образования раствора ($\Delta_f H$) можно применить закон Гесса, используя энтальпии образования соответствующих компонентов раствора и данные об энтальпии растворения.

Классификация растворов

Образование раствора соответствует перемешиванию молекул растворителя и растворяемого вещества. Этому процессу соответствует увеличение энтропии системы и, возможно, ее объема и энтальпии. В зависимости от того, какие изменения происходят в системе при смешивании, растворы подразделяют на следующие типы.

Идеальными растворами называют такие, для каждого компонента которых во всей области концентраций химические потенциалы имеют вид

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln x_i. \quad (2.4.1)$$

Можно показать, что при этом энтропия образования раствора совпадает с энтропией смешения идеальных газов, а тепловые и объемные эффекты отсутствуют, т. е. энтальпии и объемы компонентов аддитивны. Это соответствует аддитивности парциальных давлений, парциальных объемов, теп-

лоемкостей и энтальпий компонентов раствора. Поведение, близкое к идеальному, могут проявлять смеси изотопов, энантиомеров хиральных соединений и соседних членов гомологических рядов соединений.

Для реальных растворов соотношение (2.4.1) не выполняется, поэтому для описания их свойств вводят понятие *активности компонента* раствора a_i . Это безразмерная величина, определяемая соотношением

$$a_i = e^{\frac{\mu_i - \mu_i^0}{RT}} \quad (2.4.2)$$

В теории реальных растворов активность играет такую же роль, как летучесть в теории реальных газов. В частности, неидеальность раствора переносится на коэффициент активности, связанный с концентрацией и активностью соотношением

$$a_i = \gamma_i x_i \quad (2.4.3)$$

Вместо мольных долей могут использоваться молярные или моляльные концентрации; конечно, при этом численное значение коэффициента активности изменяется. Таким образом, для учета неидеальности необходимо вычисление коэффициента активности в зависимости от температуры, концентрации и других параметров.

При сравнении термодинамических свойств веществ важен выбор уровня отсчета, относительно которого определяются термодинамические функции. В теории растворов приняты несколько разных систем отсчета. Для газовых растворов за стандартное состояние принимается состояние идеального газа при той же температуре и давлении, причем его энтальпия равна энтальпии реального газа при $P \rightarrow 0$. Для конденсированных сред существует два основных способа выбора стандартного состояния:

- чистые компоненты при заданной температуре, давлении 1 бар и в том же агрегатном состоянии, что и раствор;
- чистый растворитель и компоненты в бесконечно разбавленном растворе.

Изменение химического потенциала при переходе от стандартного состояния к состоянию с заданной концентрацией равно:

$$\Delta\mu_i = RT \ln a_i = RT \ln x_i + RT \ln \gamma_i = \Delta\mu_{i,id} + \Delta\mu_{i,exc}$$

Второй член в правой части соответствует избыточному изменению химического потенциала в реальной системе по сравнению с идеальной. Ему соответствует избыточное значение свободной энергии реальной системы:

$$\Delta G_{exc} = \sum_i n_i \Delta\mu_{i,exc} = \Delta H_{exc} - T \Delta S_{exc} = \Delta E_{exc} + P \Delta V_{exc} - T \Delta S_{exc} \quad (2.4.4)$$

Если выбрать за стандартное состояние чистые компоненты, т. е. $a_i = 1$ при $x_i = 1$, то (2.4.4) дает величину избыточной свободной энергии

Гиббса при смешении чистых компонентов с образованием раствора по сравнению со смешением идеальных растворов.

Растворы, для которых $\Delta E_{exc} \neq 0$, $\Delta V_{exc} = 0$, $\Delta S_{exc} = 0$, называются *регулярными*. Если же $\Delta E_{exc} = 0$, $\Delta V_{exc} \neq 0$, $\Delta S_{exc} \neq 0$, то раствор называется *атермальным*. Свойства этих двух групп растворов неэлектролитов довольно хорошо удается рассчитывать на основе модельных представлений, в частности, используя решеточные теории растворов.

Законы Генри и Рауля

Законы Генри и Рауля, связывающие давления паров растворенного вещества и растворителя с концентрацией раствора, были установлены экспериментально, но могут быть легко получены из условий термодинамического равновесия.

Рассмотрим двухфазную систему, состоящую из жидкого раствора и пара, причем все компоненты системы равновесно распределены между этими двумя фазами. Условие равновесного распределения: $\mu_{li} = \mu_{vi}$, где индекс l обозначает фазу раствора, индекс v — фазу пара, индекс i — порядковый номер компонента системы. Тогда

$$\mu_{li}^0(T, P) + RT \ln a_i = \mu_{vi}^0(T) + RT \ln f_i,$$

где a_i и f_i — активность компонента в растворе и летучесть в паре. Следовательно,

$$\ln \left(\frac{f_i}{a_i} \right) = \frac{\mu_{li}^0 - \mu_{vi}^0}{RT}, \quad \frac{f_i}{a_i} = e^{\frac{\mu_{li}^0 - \mu_{vi}^0}{RT}} = K_i(T, P).$$

Таким образом, летучесть каждого компонента при постоянных давлении и температуре пропорциональна его активности в растворе:

$$f_i = K_i(T, P) a_i. \quad (2.4.4a)$$

Значение K_i мало меняется с давлением, поскольку

$$\left(\frac{\partial \ln K_i}{\partial P} \right)_{T, \mathbf{a}} = \frac{1}{RT} \left(\frac{\partial \mu_{li}^0}{\partial P} \right)_T = \frac{v_i^0}{RT},$$

где $\mathbf{a} = (a_1, a_2, \dots, a_c)$ — список активностей компонентов, v_i^0 — мольный объем чистого компонента. Поэтому относительное изменение K_i при небольших изменениях давления равно

$$\frac{\Delta K_i}{K_i} = \frac{v_i^0}{RT} \Delta P.$$

Поскольку при обычных температурах, например при 300 К, $RT \approx 2,5 \cdot 10^3$ Дж·моль⁻¹, а мольный объем обычно много меньше 10^{-3} м³, то коэффициент перед ΔP очень мал.

В предельном случае сильно разбавленных растворов $a_i \rightarrow x_i$, $f_i \rightarrow P_i$, поэтому

$$P_i = K_i x_i. \quad (2.4.46)$$

Это закон Генри. Величина K_i называется постоянной Генри, хотя обычно она и не постоянна. Если жидкая фаза состоит только из растворителя ($i = 1$), то $x_1 = 1$, $P_1 = P_1^0$ и, следовательно, $K_1 = P_1^0$. В этом случае

$$P_1 = P_1^0 x_1 = P_1^0 (1 - x),$$

где $x = \sum_{i=2}^c x_i$ — суммарная концентрация растворенных веществ. Это соотношение, известное как закон Рауля, обычно записывают в следующем виде:

$$\frac{P_1^0 - P_1}{P_1^0} = x.$$

Законы Генри и Рауля выполняются только для идеальных растворов и газов. В реальных системах наблюдаются значительные отклонения от этих законов, по которым можно определить коэффициенты активности и летучести компонентов.

Осмоз

Осмоз — одно из *коллигативных* (зависящих только от количества растворенного вещества, но не от его природы) свойств растворов. Он состоит в самопроизвольном переносе вещества через полупроницаемую мембрану, разделяющую два раствора разной концентрации.

Обычно речь идет о переносе растворителя (компонент 1) через мембрану, не пропускающую растворенное вещество (компонент 2). Поскольку химический потенциал растворителя зависит от концентрации, давления и температуры, то для предотвращения переноса растворителя в раствор при постоянной температуре к последнему надо приложить дополнительное давление, которое называется *осмотическим давлением*. Пусть для определенности менее концентрированный раствор занимает отсек 1, а раствор с более высокой концентрацией — отсек 2; концентрации и другие величины будем обозначать индексом ij , где i — номер отсека, j — номер компонента. В состоянии равновесия химический потенциал растворителя в обоих отсе-

ках одинаков: $\mu_{11} = \mu_{21}$. Надо учесть, что в отсеке 1 концентрация растворителя выше, чем в отсеке 2 ($x_{11} > x_{21}$), а в отсеке 2 давление больше, чем в отсеке 1 ($P_2 > P_1$). В приближении идеальности растворов имеем:

$$\mu_{11} = \mu_1^0(T, P_1) + RT \ln x_{11}, \quad (2.4.5)$$

$$\mu_{21} = \mu_1^0(T, P_2) + RT \ln x_{21}, \quad (2.4.6)$$

$$\left(\frac{\partial \mu_{21}}{\partial P} \right)_{T, x_{2j}} = v_{21}, \quad (2.4.7)$$

где v_{21} — парциальный мольный объем растворителя в растворе. Для идеального раствора

$$v_{21} = v_1^0 = \left(\frac{\partial \mu_1^0}{\partial P} \right)_T, \quad (2.4.8)$$

где v_1^0 — парциальный мольный объем чистого растворителя. Поскольку химический потенциал растет с ростом давления и концентрации, из (2.4.5) и (2.4.6) следует, что $\mu_{11}(T, P_1, x_{11}) > \mu_{21}(T, P_1, x_{21})$, и растворитель должен переходить из 1 в 2, пока изменение давления от P_1 до P_2 не компенсирует разности химических потенциалов. Разность давлений $\Pi = P_2 - P_1$ представляет собой осмотическое давление. Интегрируя последнее уравнение в (2.4.8) от P_1 до P_2 , получим:

$$\mu_1^0(P_2) - \mu_1^0(P_1) = \int_{P_1}^{P_2} v_1^0 dP. \quad (2.4.9)$$

Обычно сжимаемость растворов невелика, и зависимость v_1^0 от давления можно пренебречь. Тогда из (2.4.9) получаем простое соотношение

$$\mu_1^0(P_2) - \mu_1^0(P_1) = v_1^0(P_2 - P_1) = \Pi v_1^0. \quad (2.4.10)$$

Приравнявая химические потенциалы (2.4.5) и (2.4.6) с учетом (2.4.10), получим:

$$\Pi v_1^0 = RT \ln \left(\frac{x_{11}}{x_{21}} \right). \quad (2.4.11)$$

Если в отсеке 1 находится чистый растворитель, т. е. $x_{11} = 1$, то

$$\Pi v_1^0 = -RT \ln x_{21}. \quad (2.4.12)$$

Полученное уравнение называется уравнением Ван-Лаара. Дальнейшие упрощения возможны для сильно разбавленных растворов, т. е. при $x_{22} \ll 1$. В этом случае

$$\ln x_{21} = \ln(1 - x_{22}) \approx -x_{22} = -\frac{n_{22}}{n_{21} + n_{22}} \approx -\frac{n_{22}}{n_{21}}.$$

Объем раствора в отсеке 2 примерно равен объему растворителя: $V_2 = n_{21}v_1^0 + n_{22}v_2^0 \approx n_{21}v_1^0$. Поэтому для осмотического давления из (2.4.12) имеем:

$$\Pi = -\frac{RT}{v_1^0} \ln x_{21} \approx \frac{RTn_{22}}{n_{21}v_1^0} \approx \frac{RTn_{22}}{V} = RTc_{22}.$$

Опуская индексы, получаем известное уравнение Вант-Гоффа:

$$\Pi = RTc, \quad (2.4.13a)$$

которое совпадает с уравнением Менделеева—Клапейрона для идеального газа. Однако это формальное совпадение не является основанием для переноса модельных представлений с идеального газа на идеальный раствор.

Для растворов электролитов необходимо учесть диссоциацию, приводящую к увеличению концентрации частиц в растворе. В случае разбавленных растворов можно использовать изотонический коэффициент Вант-Гоффа (2.4.0):

$$\Pi = iRTc. \quad (2.4.13b)$$

Правило фаз Гиббса

Рассмотрим равновесную систему, состоящую из c компонентов, распределенных между p фазами. Химический потенциал каждого компонента в каждой фазе принимает одно и то же значение (верхний индекс соответствует номеру фазы):

$$\mu_i^{(1)} = \mu_i^{(2)} = \dots = \mu_i^{(p)}, \quad i = 1, 2, \dots, c. \quad (2.4.14)$$

Пусть состояние системы определяется n внешними параметрами (температура, давление, напряженность электрического поля и т. п.). Для описания системы надо, кроме того, задать концентрации компонентов в каждой фазе. В данном случае концентрации удобно выразить как мольные доли компонентов (x_i). Тогда для полного описания системы необходимо $n + pc$ величин, для определения которых имеются $c(p - 1)$ уравнений (2.4.14) и, кроме того, p уравнений вида

$$\sum_{i=1}^c x_i^{(r)} = 1, \quad r = 1, 2, \dots, p.$$

Следовательно, для определения $n + pc$ величин имеется $c(p - 1) + p$ уравнений. Если число уравнений превышает число переменных, то система уравнений решения не имеет, и система с таким числом компонентов и фаз существовать не может. Избыток числа переменных над числом уравнений называется числом термодинамических степеней свободы системы (f):

$$f = (n + pc) - [p + c(p - 1)] = c - p + n. \quad (2.4.15)$$

Полученное соотношение называется правилом фаз Гиббса.

Правило фаз применимо только к равновесным системам (т. е. системам, находящимся в состоянии устойчивого равновесия). Устойчивость фазы может изменяться при изменениях внешних параметров системы. Если в некоторой области значений параметров (температуры, давления и т. д.) в присутствии других фаз этого же вещества фаза не теряет устойчивости, т. е. не происходит какой-либо фазовый переход, то она называется стабильной в этой области значений параметров. Примером стабильной фазы может служить жидкая вода при атмосферном давлении и температурах от 273 до 373 К.

Однако могут существовать области значений параметров, при которых сама по себе чистая фаза устойчива, но она теряет устойчивость (претерпевает фазовый переход) в присутствии другой, стабильной в этой области значений параметров состояния фазы (затравки) того же вещества. В этом случае фаза называется *метастабильной*. Примером метастабильной фазы при атмосферном давлении может служить перегретая (до температуры выше 373 К) или переохлажденная (до температуры ниже 273 К) вода: появление кристаллика льда или пузырька пара приводит к взрывообразному изменению состояния воды с образованием стабильной фазы. Перегретых кристаллических фаз не бывает, но метастабильные твердые состояния встречаются. Белое олово (метастабильная фаза) в обычных условиях может сохраняться без изменений очень длительное время, однако при контакте с серым оловом (стабильная фаза) все олово быстро переходит в стабильное состояние.

Дифференциальное уравнение Ван-дер-Ваальса

При самопроизвольном образовании новой фазы свободная энергия системы уменьшается. После достижения равновесия можно определить, какие изменения термодинамических параметров сопровождают образование новой фазы. Эти изменения не произвольны.

Рассмотрим бинарную двухфазную систему. Для каждой фазы, в равновесии имеющей постоянный объем и состав, можем записать уравнение Гиббса—Дюгема:

$$S^{(p)} dT - V^{(p)} dP + n_1^{(p)} d\mu_1 + n_2^{(p)} d\mu_2 = 0. \quad (2.4.16)$$

Если может меняться состав фазы, но не ее объем, то $n_1 + n_2 = N$, откуда, обозначив $n = n_1$, получим: $dn = dn_1 = -dn_2$.

При постоянных давлении и температуре для свободной энергии Гиббса можем записать:

$$dG_{T,P} = \sum_i \left(\frac{\partial G}{\partial n_i} \right)_{T,P} dn_i = \mu_1 dn_1 + \mu_2 dn_2 = (\mu_1 - \mu_2) dn,$$

откуда

$$\left(\frac{\partial G}{\partial n} \right)_{T,P} = \mu_1 - \mu_2.$$

Уравнение (2.4.16) можно теперь переписать в виде

$$S^{(p)} dT - V^{(p)} dP + n^{(p)} d \left(\frac{\partial G}{\partial n} \right)_{T,P} + Nd\mu_2 = 0.$$

Записав это уравнение сначала для второй фазы, а потом для первой и вычтя полученные уравнения почленно друг из друга, получим уравнение Ван-дер-Ваальса:

$$\Delta_{12} S dT - \Delta_{12} V dP + \Delta_{12} n d \left(\frac{\partial G}{\partial n} \right)_{T,P} = 0, \quad (2.4.17)$$

где $\Delta_{ij} S = S^{(j)} - S^{(i)}$, $\Delta_{ij} V = V^{(j)} - V^{(i)}$, $\Delta_{ij} n = n^{(j)} - n^{(i)}$. Разделив обе части этого уравнения на полное число молей вещества в системе, получим уравнение для средних мольных величин:

$$\Delta_{12} \bar{S} dT - \Delta_{12} \bar{V} dP + \Delta_{12} x d \left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial x} \right)_{T,P} = 0, \quad (2.4.18)$$

где x — мольная доля первого компонента. Производная в левой части уравнения зависит от T , P и x , поэтому

$$d \left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial x} \right) = \left[\frac{\partial}{\partial P} \left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial x} \right) \right] dP + \left[\frac{\partial}{\partial T} \left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial x} \right) \right] dT + \left[\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial x} \right) \right] dx.$$

Меняя порядок дифференцирования в первых двух членах и учитывая, что $\left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial P} \right) = \bar{V}$, $\left(\frac{\partial \bar{G}}{\partial T} \right) = -\bar{S}$, из (2.4.18) получим окончательно:

$$\left[\Delta_{12}\bar{S} - \left(\frac{\partial \bar{S}}{\partial x} \right) \Delta_{12}x \right] dT - \left[\Delta_{12}\bar{V} - \left(\frac{\partial \bar{V}}{\partial x} \right) \Delta_{12}x \right] dP + \Delta_{12}x \left(\frac{\partial^2 \bar{G}}{\partial x^2} \right)_{T,P} dx = 0. \quad (2.4.19)$$

Полученное уравнение обычно и называется *дифференциальным уравнением Ван-дер-Ваальса*. В нем мольные доли, средние мольные энтропия, объем и свободная энергия Гиббса относятся ко всей системе. Частные производные должны вычисляться относительно какой-либо одной фазы.

Уравнение Клапейрона—Клаузиуса

В однокомпонентной системе $\Delta_{12}x = 0$, поэтому уравнение (2.4.19) упрощается:

$$\frac{dP}{dT} = \frac{\Delta_{12}\bar{S}}{\Delta_{12}\bar{V}}. \quad (2.4.20)$$

Это уравнение называется *уравнением Капейрона—Клаузиуса* и играет важную роль при рассмотрении фазовых равновесий однокомпонентных систем. Уравнение (2.4.20) часто записывают в эквивалентном виде:

$$\frac{dP}{dT} = \frac{L}{T\Delta_{12}\bar{V}}, \quad (2.4.21)$$

где L — мольная скрытая теплота перехода (плавления или испарения), T — температура фазового перехода. Если рассматривается равновесие между газообразной и конденсированной фазами и газовая фаза описывается уравнением Менделеева—Клапейрона, то можно воспользоваться следующим приближением:

$$\frac{dP}{dT} = \frac{L}{T\Delta_{12}\bar{V}} = \frac{L}{T(\bar{V}_2 - \bar{V}_1)} \approx \frac{L}{T\bar{V}_2} = \frac{PL}{RT^2}, \quad (2.4.22)$$

или

$$\frac{d \ln P}{dT} = \frac{L}{RT^2},$$

где P и T — давление и температура в системе при фазовом равновесии. Это уравнение позволяет рассчитать, например, давление насыщенного пара жидкости при разных температурах, если известны соответствующие теплоты переходов, или, наоборот, по зависимости давления насыщенного пара рассчитать энтальпию испарения или сублимации.

Фазовые переходы

При изменениях внешних параметров в гетерогенной системе происходит изменение состава, объема, масс фаз. Могут образовываться новые фазы, а существующие могут исчезнуть. Перенос вещества между фазами называют фазовым переходом, или изменением фазового состояния системы.

Фазовые переходы весьма разнообразны. Общеизвестны переходы, связанные с изменением агрегатного состояния вещества, такие как кипение воды, замерзание воды и т. д. Такие переходы происходят при определенных значениях параметров состояния и связаны с поглощением или выделением энергии и сопровождаются скачкообразным изменением таких свойств, как теплоемкость, сжимаемость, намагниченность, плотность и т. д.

Для фазовых переходов, связанных с изменением агрегатного состояния, приняты следующие специальные названия:

- газ → жидкость, газ → твердое вещество — конденсация;
- жидкость → газ — испарение;
- твердое вещество → газ — сублимация;
- жидкость → твердое вещество — замерзание, кристаллизация;
- твердое вещество → жидкость — плавление.

Фазовые переходы могут быть и непрерывными, не сопровождающимися скачкообразным изменением указанных выше свойств или происходящими в некотором диапазоне значений параметров состояния (например, плавление воска). При постоянном давлении фаза, стабильная при более высокой температуре, называется высокотемпературной, а фаза, стабильная при более низкой температуре, — низкотемпературной фазой вещества.

По определению Эренфеста, фазовыми переходами I рода называются равновесные фазовые переходы, при которых первые производные от свободной энергии Гиббса по давлению и температуре имеют разрыв первого рода, т. е. изменяются скачком. Вторые производные тоже могут иметь при

этом разрыв, но не обязательно. Поскольку $S = -\left(\frac{\partial G}{\partial T}\right)_P$, $V = \left(\frac{\partial G}{\partial P}\right)_T$, то

и энтропия, и объем системы при фазовом переходе I рода изменяются скачком. Разрыв первого рода обусловлен тем, что хотя $G(P, T)$ — непрерывная функция своих аргументов, но зависимость свободной энергии от давления и температуры разная для разных фаз.

При фазовых переходах II рода разрыв имеют только вторые производные свободной энергии по внутренним параметрам. Это означает, что скачком изменяются теплоемкость (C_P), коэффициент объемного расширения (α_P) и сжимаемость (κ_T):

$$C_P = -T \left(\frac{\partial^2 G}{\partial T^2} \right)_P, \quad \alpha_P = \frac{1}{V} \left(\frac{\partial^2 G}{\partial T \partial P} \right), \quad \kappa_T = -\frac{1}{V} \left(\frac{\partial^2 G}{\partial P^2} \right)_T.$$

В случае фазовых переходов II рода возникновение метастабильных состояний невозможно, и каждая фаза, участвующая в переходе, существует только в определенной области температур и давлений. При фазовых переходах I рода одно состояние более устойчиво, чем другое, а при фазовых переходах II рода одно из состояний становится неустойчивым.

Уравнение (2.4.20) к фазовым переходам второго рода неприменимо ($\Delta_{12}\bar{S} = 0$, $\Delta_{12}\bar{V} = 0$). Однако, раскрывая неопределенность в правой части этого уравнения по правилу Лопиталья, можно получить уравнения Эренфеста, которые выполняются при фазовых переходах второго рода:

$$\frac{dP}{dT} = \frac{\Delta_{12}\bar{C}_P}{T_0\Delta_{12}(\alpha_P\bar{V})}, \quad \frac{dP}{dT} = \frac{\Delta_{12}(\alpha_P\bar{V})}{\Delta_{12}(\kappa_T\bar{V})},$$

где T_0 , α_P , κ_T — температура фазового перехода, коэффициент объемного расширения и изотермическая сжимаемость соответственно. Совместное решение этих уравнений приводит к связи между параметрами системы при фазовых переходах II рода:

$$\Delta_{12}\bar{C}_P\Delta_{12}(\kappa_T\bar{V}) - T_0[\Delta_2(\alpha_P\bar{V})]^2 = 0.$$

Однокомпонентные системы

В идеальном газе фазовых переходов нет. Но уже в газе Ван-дер-Ваальса такие переходы возможны. Для газа Ван-дер-Ваальса характерна кубическая зависимость давления от объема при постоянной температуре, поэтому при некоторой температуре, называемой *критической*, на

изотерме возникает точка перегиба, в которой $\left(\frac{\partial P}{\partial V}\right)_T = 0$, $\left(\frac{\partial^2 P}{\partial V^2}\right)_T = 0$.

При температурах выше критической газ Ван-дер-Ваальса ведет себя как идеальный газ. При температурах ниже критической на изотерме появляется

участок, на котором $\left(\frac{\partial P}{\partial V}\right)_T > 0$, что невозможно для реального газа.

На самом деле при температурах ниже критической при сжатии реального газа происходит фазовый переход газ \rightarrow жидкость, поэтому изотермы Ван-дер-Ваальса в области перегиба заменяются отрезками прямых, соответствующих изобарам и удовлетворяющих правилу Максвелла: площади двух сегментов между отрезком и изотермой должны быть равны друг другу.

Нахождение критических параметров состояния не представляет труда, если известно уравнение состояния. Так, для газа Ван-дер-Ваальса критические параметры (P_c , T_c , \bar{V}_c) имеют следующие значения:

$$P_c = \frac{a}{27b^2}, \quad T_c = \frac{8a}{27bR}, \quad \bar{V}_c = 3b.$$

При этом фактор сжимаемости $\Omega_c = \frac{P_c \bar{V}_c}{RT_c}$ в критической точке равен

0,375. Для большинства газов Ω_c находится в диапазоне 0,1–0,3, поэтому уравнение Ван-дер-Ваальса не очень хорошо описывает реальные газы. Для уравнения Дитеричи $\Omega_c = 0,27$, и соответствие экспериментальным данным в этом случае гораздо лучше.

Если использовать параметры состояния, нормированные на их значения в критической точке, так называемые приведенные давление, температуру и объем, то можно получить уравнение состояния, не зависящее от свойств индивидуального вещества. Такие универсальные уравнения состояния должны выполняться для любых газов. Это обстоятельство послужило основанием для формулирования теоремы о соответственных состояниях: вещества с одинаковыми приведенными параметрами состояния ведут себя одинаково. Экспериментальная проверка показала, что эта теорема в общем случае не выполняется.

Зависимость молярного объема от температуры и давления для какого-нибудь вещества называется трехмерной диаграммой состояния. Теоретически ее можно было бы построить, если бы было известно уравнение состояния этого вещества. Однако таких уравнений, как правило, нет. Поэтому диаграммы состояния строят на основании экспериментальных данных для индивидуальных веществ.

Такие диаграммы неудобны для анализа, поэтому чаще используют сечения трехмерной диаграммы плоскостями при $V = \text{const}$, т. е. проекции на плоскость (P , T). На рисунке 2.4.1 схематически изображена фазовая диаграмма воды. Сходные диаграммы имеют все вещества, образующие в твердом состоянии одну кристаллическую фазу. Особенностью фазовой диаграммы воды является отрицательный наклон кривой плавления. Это относительно редкое явление, связанное с меньшей плотностью твердой фазы по сравнению с жидкой (лед плавает в воде). Для большинства веществ наклон кривой плавления положителен.

Если фигуративная точка, соответствующая состоянию системы, расположена в одной из трех областей фазовой диаграммы, т. е. система находится в определенном фазовом состоянии, то система бивариантна ($f = 2$)



Рис. 2.4.1. Фазовая диаграмма воды.
 А — тройная точка, К — критическая точка

и можно менять T и P в некоторых пределах без изменения числа фаз. Если фигуративная точка оказалась на одной из ветвей диаграммы, то система моновариантна ($f = 1$) и можно изменять только один из параметров — давление или температуру, а другой параметр будет изменяться в соответствии с ходом ветви диаграммы.

В тройной точке A система инвариантна, т. е. равновесное сосуществование всех трех фаз возможно только при определенных значениях температуры и давления. В тройной точке воды давление равно 610,48 Па при температуре 273,16 К. Точка K — критическая, т. е. при температурах выше критической невозможно существование жидкой фазы. Для воды в критической точке $T_c = 647,35$ К, $P_c = 221,406 \cdot 10^5$ Па.

Некоторые вещества могут образовывать две и более модификации твердого состояния. Наиболее известный пример — ромбическая и моноклинная сера. Кристаллы таких модификаций, называемых *полиморфными*, различаются по термодинамическим свойствам. Взаимные превращения полиморфных модификаций являются фазовыми переходами первого рода и также называются полиморфными переходами. Если полиморфные модификации термодинамически устойчивы, т. е. образуют истинные термодинамические фазы, между которыми возможны как прямые, так и обратные фазовые переходы, то такие переходы называют *энантиотропными* (например, взаимные превращения ромбической и моноклинной серы). Энантиотропные переходы наблюдаются только тогда, когда температуры плавления твердых фаз выше температуры перехода.

В случае, когда полиморфное состояние стабильно только по кинетическим причинам, т. е. состояние является метастабильным, переходы возможны только из него в другие (термодинамически устойчивые) состояния, но не обратно. Такие переходы называются *монотропными*. В таких системах переход от низкотемпературной модификации к высокотемпературной происходит тем быстрее, чем выше температура, а обратный переход не наблюдается. Примером монотропного перехода является переход белого фосфора в красный.

Для полиморфных переходов выполняется *правило ступеней Оствальда*: при фазовых переходах сначала образуется менее устойчивая модификация, а затем более устойчивая.

Многокомпонентные системы

При описании равновесий в двух- и многокомпонентных системах используются одни и те же термодинамические подходы, поэтому, для простоты, большинство вопросов в этом разделе будет рассмотрено на примере двухкомпонентных систем. Равновесие между жидкой (или твердой) и газообразной фазами в идеальной системе описывается законами Рауля и Генри. В этом же разделе будут рассмотрены фазовые равновесия между раствором и твердой фазой, между двумя жидкими фазами, а также изменения температур замерзания и кипения идеальных растворов по сравнению с чистым растворителем, которые, наряду с осмотическим давлением, относятся к коллигативным свойствам растворов. Коллигативными называют свойства, которые зависят только от количества растворенного вещества, но не от его природы.

Равновесие «идеальный раствор — твердая фаза»

Рассмотрим растворение чистого кристаллического вещества в жидком растворителе. Растворение будет продолжаться до тех пор, пока раствор не станет насыщенным. Химический потенциал растворяемого вещества в твердой фазе $\mu_c = \mu_c^0(T, P)$, в растворе $\mu = \mu^0 + RT \ln x$, где x — концентрация растворенного вещества. Если x_{sat} — концентрация насыщенно раствора, то условие равновесия имеет вид $\mu_c^0 = \mu^0 + RT \ln x_{sat}$,

$$\text{откуда } \ln x_{sat} = \frac{\mu_c^0 - \mu^0}{RT}.$$

Дифференцируя выражения, стоящие в обеих частях равенства, по температуре при постоянном давлении, получим

$$\left(\frac{\partial \ln x_{sat}}{\partial T} \right)_P = \frac{1}{RT} \left[\left(\frac{\partial \mu_c^0}{\partial T} \right)_P - \left(\frac{\partial \mu^0}{\partial T} \right)_P \right] - \frac{(\mu_c^0 - \mu^0)}{RT^2}.$$

Используя уравнение Гиббса—Гельмгольца для парциальных мольных величин $h = \mu - T \left(\frac{\partial \mu}{\partial T} \right)_P$, последнее равенство можно записать в виде

$$\left(\frac{\partial \ln x_{sat}}{\partial T} \right)_P = \frac{\Delta \bar{H}^0}{RT^2}, \quad (2.4.23)$$

где $\Delta\bar{H}^0 = h^0 - h_c^0$ — избыток парциальной мольной энтальпии растворимого вещества в растворе по сравнению с твердой фазой, т. е. теплота, поглощенная при растворении. Это уравнение, имеющее вид изобары Вант-Гоффа, можно переписать в виде

$$\Delta\bar{H}^0 = -R \left[\frac{\partial \ln x_{sat}}{\partial \left(\frac{1}{T} \right)} \right]_P,$$

т. е. теплоту растворения можно определить по зависимости логарифма концентрации насыщенного раствора от обратной температуры.

Величина $\Delta\bar{H}^0$, вообще говоря, зависит от температуры. Во многих случаях можно ограничиться линейной аппроксимацией $\Delta\bar{H}^0 = a + bT$, где a и b — подбираемые по экспериментальным данным постоянные. Из (2.4.23) имеем:

$$\ln x_{sat} = -\frac{a}{RT} + \frac{b}{R} \ln T + \text{const},$$

где const — константа интегрирования. Во многих случаях при подстановке в это уравнение температуры плавления T_0 твердого вещества его правая часть становится очень малой или обращается в нуль, т. е. при температуре плавления $x_{sat} = 1$. Поэтому плавление можно рассматривать как предельный случай растворения при $x_{sat} = 1$.

Пусть твердая фаза идеальна (условия идеальности такие же, как для жидкого раствора). Обозначая индексами l и s жидкую и твердую фазы соответственно, из условия равновесия получим для каждого компонента:

$$\ln \frac{x_{li}}{x_{si}} = \frac{\mu_{si}^0(T, P) - \mu_{li}^0(T, P)}{RT}.$$

Проинтегрируем уравнения Гиббса—Гельмгольца для химических по-

тенциалов $\left[\frac{\partial \left(\frac{\mu_i}{T} \right)}{\partial T} \right]_{P, x} = -\frac{h_i}{T^2}$ (x — список концентраций, h_i — парциаль-

ная мольная энтальпия i -го компонента) компонентов в обеих фазах в интервале от температуры плавления компонента T_0 до некоторой температуры T :

$$\frac{\mu_{li}^0(T, P)}{T} - \frac{\mu_{li}^0(T_{0i}, P)}{T_{0i}} = - \int_{T_{0i}}^T \frac{\bar{H}_{li}^0}{T^2} dT,$$

$$\frac{\mu_{si}^0(T, P)}{T} - \frac{\mu_{si}^0(T_{0i}, P)}{T_{0i}} = - \int_{T_{0i}}^T \frac{\bar{H}_{si}^0}{T^2} dT,$$

где \bar{H}_{li}^0 и \bar{H}_{si}^0 — мольные энтальпии чистых компонентов в жидком и твердом состояниях. В точке плавления $\mu_{li}^0(T_{0i}, P) = \mu_{si}^0(T_{0i}, P)$, поэтому

$$\ln \frac{x_{li}}{x_{si}} = \frac{\mu_{si}^0(T, P) - \mu_{li}^0(T, P)}{RT} = \frac{1}{R} \int_{T_{0i}}^T \frac{\Delta \bar{H}_i^0}{T^2} dT,$$

где $\Delta \bar{H}_i^0 = \bar{H}_{li}^0 - \bar{H}_{si}^0$ — мольная энтальпия плавления i -го компонента. Если считать, что эта энтальпия не зависит от температуры, то для отношения концентраций i -го компонента в жидкой и твердой фазах (коэффициента распределения) получим:

$$\ln \frac{x_{li}}{x_{si}} = - \frac{\Delta \bar{H}_i^0 (T_{0i} - T)}{RTT_{0i}}. \quad (2.4.24)$$

Если твердая фаза i -го компонента представляет собой чистую кристаллическую фазу, то $x_{si} = 1$ и для насыщающей концентрации i -го компонента в растворе получаем уравнение Шредера:

$$\ln x_{li} = - \frac{\Delta \bar{H}_i^0 (T_{0i} - T)}{RTT_{0i}}. \quad (2.4.25)$$

Равновесие между двумя жидкими фазами

При образовании смеси из чистых компонентов $\Delta_{mix}G = \Delta_{mix}H - T\Delta_{mix}S$, где индекс mix относится к образованию смеси. Энтальпийная часть этого изменения свободной энергии определяется соотношением энергий взаимодействия между молекулами одного и того же типа в чистых веществах (ε_{ii}) и между молекулами разных типов в смеси (ε_{ij}). Если эти энергии близки, т. е. $\varepsilon_{ii} \approx \varepsilon_{ij}$ (или $\sum_{i,j} (\varepsilon_{ij} - \varepsilon_{ii}) \approx 0$), то образование смеси

происходит без тепловых эффектов: $\Delta_{mix}H \approx 0$. Поскольку энтропийная часть изменения свободной энергии не может быть меньше, чем в случае

идеальной смеси (см. (2.1.63)), и всегда положительна, то в этом случае $\Delta_{mix}G < 0$, и процесс образования смеси идет самопроизвольно — жидкости перемешиваются полностью с образованием одной жидкой фазы.

Если межмолекулярные взаимодействия в чистых компонентах слабее, чем в смеси, то $\Delta_{mix}H < 0$, и процесс происходит с выделением теплоты. При смешивании чистых компонентов возможно образование соединений, сопровождающееся уменьшением энтропии, однако оно, как правило, невелико и, если $\Delta_{mix}H < -T\Delta_{mix}S$, изменение свободной энергии остается отрицательным, т. е. жидкости полностью перемешиваются.

В обратной ситуации, когда $\Delta_{mix}H > 0$, изменение свободной энергии может стать положительным, и происходит расслоение жидких фаз — образуются две жидкие фазы различного состава. Поскольку в реальных системах энтропии и энтальпии смешения зависят от температуры, то в общем случае существует область температур, в которой $\Delta_{mix}G > 0$ и наблюдается расслоение, а вне этой области происходит полное смешивание жидкостей с образованием одной фазы.

Свойства бинарных жидких систем обычно представляют в виде диаграммы в координатах « $x - T$ » («состав — температура»). Тогда общему случаю на такой диаграмме соответствует некая область, вне которой система представляет собой одну фазу, а внутри — две жидкие фазы: насыщенный раствор первого компонента во втором и насыщенный раствор второго компонента в первом (рис. 2.4.2). Температура и состав, соответ-

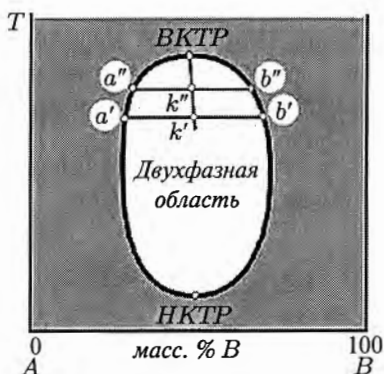


Рис. 2.4.2. Диаграмма растворимости никотина в воде при атмосферном давлении. НКТР и ВКТР — верхняя и нижняя критические точки расслоения, соответствующие температурам 61 °С и 210 °С. Состояние системы при температуре T с мольной долей никотина $x_a < x < x_b$ описывается нодой ab : система распадается на две фазы с мольными долями никотина x_a и x_b (фазы a и b), а при других значениях x система представляет собой гомогенную жидкую фазу

ствующие максимуму огибающей этой области, называются верхней критической точкой системы, а соответствующие минимуму — нижней критической точкой. Обычно встречаются более простые случаи, когда есть только одна критическая точка — верхняя или нижняя. В первом случае взаимная растворимость жидкостей увеличивается с ростом температуры, во втором — уменьшается.

Отрезки прямых $T = \text{const}$, пересекающие диаграмму, называются нодами. Концы нод соответствуют составам фаз, находящимся в равновесии. Для нод приближенно выполняется правило Алексева: середины нод лежат на прямой, проходящей через критическую точку. Если фигуративная точка системы лежит вне диаграммы, изменение состава системы или ее температуры приводит к соответствующему изменению состава и температуры ее единственной фазы. Если же фигуративная точка лежит внутри диаграммы, то изменение состава при $T = \text{const}$ не приводит к изменению составов равновесных фаз: изменяются только массы фаз, отношение которых определяется по «правилу рычага» — отношение масс фаз обратно пропорционально длинам отрезков, на которые фигуративная точка делит ноду.

Изменение температур замерзания и кипения идеальных растворов

Замерзание раствора происходит тогда, когда давление пара растворителя становится равным давлению насыщенного пара над чистой кристаллической фазой растворителя. Поскольку по закону Рауля давление пара над раствором меньше, чем над чистым растворителем, то соответствующая ветвь диаграммы фазового равновесия «раствор — пар» пересечет кривую сублимации при более низкой температуре, чем в случае чистого растворителя.

Используя (2.4.25), получим для концентрации растворителя при кристаллизации из раствора следующее выражение:

$$\ln x_1 = -\frac{\Delta\bar{H}_1^0 (T_{01} - T)}{RTT_{01}}. \quad (2.4.26)$$

Учтем, что $x_1 = 1 - x_2$, где x_2 — концентрация растворенного вещества. Считая раствор разбавленным, т. е. $x_2 \ll 1$, разложим $\ln(1 - x_2)$ в ряд и ограничимся первым членом разложения. Кроме того, учтем, что для разбавленного раствора T_{01} мало отличается от T , поэтому $TT_{01} \approx T_{01}^2$. Тогда, обозначив $\Delta T_c = T_{01} - T$, получим из (2.4.26):

$$\Delta T_c \approx \frac{RT_{01}^2}{\Delta \bar{H}_1^0} x_2. \quad (2.4.27)$$

Это уравнение дает понижение температуры замерзания разбавленного раствора с концентрацией x_2 по сравнению с чистым растворителем. Поскольку $x_2 \ll 1$, то можно использовать приближение

$$x_2 = \frac{n_2}{n_1 + n_2} \approx \frac{n_2}{n_1} = \frac{n_2 M_1}{g_1} = m_2 M_1,$$

где n_i — числа молей компонентов в системе, g_1 и M_1 — масса и молекулярная масса растворителя, m_2 — моляльная концентрация растворенного вещества. Теперь (2.4.27) можно записать в виде

$$\Delta T_c = K m_2, \quad (2.4.28)$$

$$K_1 \approx \frac{RT_{01}^2 M_1}{\Delta \bar{H}_1^0}. \quad (2.4.29)$$

Величина K_1 называется криоскопической постоянной данного растворителя. Ее можно рассчитать по приведенной формуле, однако обычно ее определяют независимо по экспериментальным данным, а по (2.4.29) рассчитывают молекулярную массу или теплоту плавления растворителя.

Используя удельную скрытую теплоту плавления растворителя $L_{1m} = \frac{\Delta \bar{H}_1^0}{M_1}$,

(2.4.29) можно переписать в виде

$$K_1 \approx \frac{RT_{01}^2}{L_{1m}}. \quad (2.4.30)$$

Для воды при атмосферном давлении $K_{\text{H}_2\text{O}} = 1,86$.

Жидкость закипает, т. е. парообразование начинает происходить не только со свободной поверхности, но и в объеме жидкости, когда давление ее насыщенного пара становится равным внешнему давлению. Как следует из закона Рауля, давление насыщенного пара растворителя над раствором ниже, чем над чистым растворителем. Поскольку давление насыщенного пара растет с температурой, ясно, что кипение раствора будет наблюдаться при более высокой температуре, чем кипение чистого растворителя.

Проведя вычисления, аналогичные описанным в начале этого раздела, можно получить выражение для отношения концентраций i -го компонента в растворе и паре при постоянном давлении в виде

$$\ln \frac{x_{li}}{x_{vi}} = \frac{\Delta \bar{H}_{vi}^0 (T_{0i} - T)}{RT_{0i}T}, \quad (2.4.31)$$

где $\Delta \bar{H}_{vi}^0$ и T_{0i} — мольная энтальпия испарения и температура кипения чистого i -го компонента соответственно. В случае, когда все компоненты, кроме растворителя, не летучи, $x_{vi} = 1$, и уравнение (2.4.31) становится аналогичным (2.4.26):

$$\ln x_1 = \frac{\Delta \bar{H}_{v1}^0 (T_{01} - T)}{RTT_{01}}.$$

Поскольку температура кипения раствора повышается, то за изменение температуры кипения примем $\Delta T_b = T - T_{01}$, тогда, после преобразований, уже использованных при рассмотрении понижения точки замерзания раствора, получим:

$$\Delta T_b \approx \frac{RT_{01}^2 M_1}{1000 \Delta \bar{H}_{v1}^0} m_2 = \frac{RT_{01}^2}{L_{v1}} m_2 = E_1 m_2, \quad (2.4.32)$$

где L_{v1} — удельная скрытая теплота испарения растворителя, T_{01} — температура кипения чистого растворителя при данном давлении, $E_1 = \frac{RT_{01}^2}{L_{v1}}$ —

эбулиоскопическая постоянная растворителя. Для воды при атмосферном давлении $E_{H_2O} = 0,513$. По уравнению (2.4.32), так же как и по уравнению (2.4.29), можно определять молекулярную массу растворителя. Для растворов электролитов формулы (2.4.28) и (2.4.32) надо скорректировать на полное число частиц в растворе, тогда они примут вид

$$\Delta T_c = iK m_2, \quad (2.4.28a)$$

$$\Delta T_b = iE_1 m_2, \quad (2.4.32a)$$

где i — изотонический коэффициент Вант-Гоффа.

Фазовые переходы в биологических системах

Для биологических систем характерно наличие относительно больших молекул (макромолекул) органических соединений, образующих всевозможные комплексы и сложные пространственно упорядоченные струк-

туры. В таких системах возможны фазовые переходы как первого рода, так и более высоких порядков. Для описания фазовых переходов в упорядоченных структурах удобно использовать так называемые параметры порядка, которые характеризуют степень упорядоченности взаимного расположения молекул, образующих систему.

2.5. Электрохимические явления

Электролиты. Электролитическая диссоциация

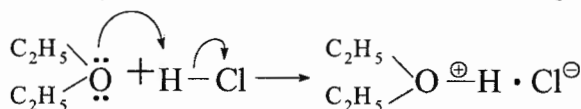
Молекулы различных соединений могут образовывать ионы при таких внешних воздействиях, как облучение, нагрев, сильное внешнее силовое поле и т. п. Однако образовавшиеся ионы быстро рекомбинируют, и такие состояния системы не являются равновесными.

Равновесные ионные системы образуют многие органические и неорганические соединения в растворах или расплавах. Такие соединения получили общее название электролитов. Присутствие ионов — переносчиков зарядов в электролитах — обнаруживается по электропроводности или при электролизе. При этом до растворения (или плавления твердого тела) соединение может и не содержать ионы.

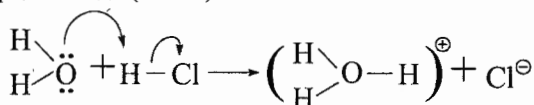
Наличие ионов характерно для соединений с ионной связью, таких как ионные кристаллы, например NaCl , K_2SO_4 и т. п. В растворителе с диэлектрической проницаемостью ϵ сила взаимодействия ионов уменьшается в ϵ раз, и соединение может разрушиться — диссоциировать — с образованием противоположно заряженных ионов.

Если соединение образовано ковалентными связями, как, например, в случае кислот, то до диссоциации в нем ионов нет. При растворении происходит химическая реакция этого соединения с растворителем, приводящая к ионизации ковалентной связи и образованию ионов.

Пример. Растворение хлорида водорода в диэтиловом эфире ($\epsilon = 4,3$):



Растворитель является донором электронов. Это истинная химическая реакция. При небольших ϵ ионы остаются в ионных парах. Если же диэлектрическая проницаемость высока, ионные пары диссоциируют на отдельные ионы. Такое явление наблюдается, например, при растворении хлорида водорода в воде ($\epsilon = 78$):



Образовавшиеся ионы могут переносить заряд в растворе и являются независимыми частицами.

Диссоциацию молекул на ионы можно рассматривать как химическую реакцию. Условия равновесия диссоциации:

$$\mu = \nu^+ \mu^+ + \nu^- \mu^-, \quad (2.5.1)$$

т. е. химический потенциал недиссоциировавшего электролита равен стехиометрической сумме химических потенциалов образовавшихся ионов.

Степень диссоциации называется отношением числа распавшихся молекул к исходному числу молекул электролита. Степень диссоциации зависит не только от диэлектрической проницаемости растворителя, но и от взаимодействий молекул электролита с окружением. Так, например, уксусная кислота в воде диссоциирует очень слабо, а в жидком аммиаке — полностью.

В таблице 2.1 приведен перечень некоторых растворителей, имеющих высокие диэлектрические проницаемости.

Растворимость и ионизация многих солей в HCN хуже, чем в воде, несмотря на более высокую диэлектрическую проницаемость.

Один из основных принципов при рассмотрении равновесных электрохимических систем состоит в том, что поскольку ионы образовались из нейтральных молекул, система в целом остается электронейтральной. Он называется *принципом электронейтральности*.

Для описания свойств растворов электролитов используют понятие *химического эквивалента*. Химический эквивалент кислоты равен молярной массе этой кислоты, деленной на ее основность (число диссоциирующих ионов водорода); химический эквивалент основания равен молярной массе этого основания, деленной на ее кислотность (число диссоциирующих ионов гидроксила); химический эквивалент соли равен молярной массе этой соли, деленной на сумму валентностей катионов или анионов этой соли. Масса вещества, выраженная в граммах и равная его химическому эквиваленту, называется *грамм-эквивалентом* этого вещества. Концентрация электролита, выраженная в грамм-эквивалентах на 1 л раствора, называется *нормальной концентрацией*, или *нормальностью раствора*, и обозначается строчной буквой «н»: раствор с концентрацией 0,1 н содержит 0,1 грамм-эквивалента вещества.

Таблица 2.1

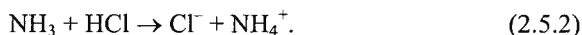
Перечень растворителей с высокими диэлектрическими проницаемостями

Растворитель	ϵ
Циановодород	96
Нитрометан	37
Ацетонитрил	37
Метанол	31,5
Этанол	25

Ионные равновесия в водных растворах

Кислоты и основания

С. Аррениус определил кислоты как вещества с кислым вкусом, действующие на цветные индикаторы качественно одинаково, реагирующие с металлами и т. д. Он считал, что кислотные свойства обусловлены присутствием в растворах ионов H^+ , а основные — присутствием ионов OH^- . Однако существуют соединения, которые не образуют иона гидроксила, но проявляют свойства оснований, например реагируют с кислотами с образованием солей:



В начале XX в. появились теории кислот и оснований Брёнстеда и Льюиса. Более распространена классификация Брёнстеда. По Брёнстеду, кислота — это донор протонов (H^+), а основание — акцептор протонов. Тогда в реакции (2.5.2) хлорид водорода — кислота, а аммиак — основание.

Льюис предложил более общий подход к определению кислот и оснований: кислота — это акцептор, а основание — донор электронов. Это позволило отнести к кислотам соединения, которые не имеют в своем составе протонов, но проявляют характерные кислотные свойства, например BF_3 . Такие соединения называют кислотами Льюиса.

Во всех реакциях с участием кислот и оснований образуются кислотно-основные пары. Примеры таких реакций приведены в табл. 2.2.

То, какие свойства проявляет вещество — кислотные или основные, — зависит от того, в какой реакции это вещество участвует. Так, в реакциях (3) и (6) вода и уксусная кислота проявляют кислотные свойства, а в реакциях (1) и (5) — основные. Участники кислотно-основных равновесий называются сопряженными кислотами и основаниями. Например, в реакции (1) основанием, сопряженным HCl , является Cl^- , а H_3O^+ — кислота, сопряженная основанию H_2O .

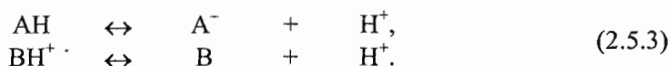
Таблица 2.2

Примеры реакций с участием кислот и оснований

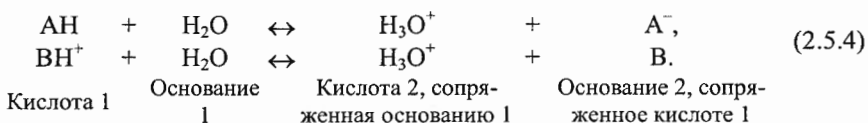
№	Кислота 1	+	Основание 1	↔	Кислота 2	+	Основание 2
1	HCl	+	H_2O	↔	H_3O^+	+	Cl^-
2	HCl	+	NH_3	↔	NH_4^+	+	Cl^-
3	H_2O	+	NH_3	↔	NH_4^+	+	OH^-
4	H_2O	+	CN^-	↔	HCN	+	OH^-
5	CH_3COOH	+	H_2O	↔	H_3O^+	+	CH_3COO^-
6	H_2SO_4	+	CH_3COOH	↔	$CH_3COO^+H_2$	+	HSO_4^-

Сила кислот и оснований

Сила кислот и оснований — это качественная характеристика той легкости, с которой соединение отдает или присоединяет протон. Для кислотно-основных пар можно записать следующие уравнения ионных равновесий с диссоциацией протона:

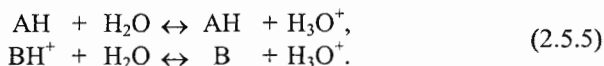


Кислотно-основное равновесие в водной системе в общем случае можно записать в виде



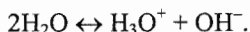
В случае сильной кислоты 1 равновесие в реакциях (2.5.4) сильно смещено вправо. Например, в реакции (1) в табл. 2.5.2 HCl — сильная кислота, поэтому равновесие сильно сдвинуто вправо. Этому соответствует то, что Cl^- — очень слабое основание, с трудом отбирающее протон у H_3O^+ . В реакции (5), наоборот, равновесие сильно сдвинуто влево. Этому соответствует слабая диссоциация уксусной кислоты в воде. Сравнивая равновесия в подобных системах, можно установить относительную силу кислот и оснований. Вообще, основание, сопряженное кислоте, тем слабее, чем сильнее кислота, и наоборот.

Шкалу кислотности устанавливают относительно воды: чистая вода считается нейтральной — ни кислой, ни основной. Для систем типа (2.5.4) шкала устанавливается относительно кислотно-основной пары $\text{H}_2\text{O} / \text{H}_3\text{O}^+$. Можно таким же образом сравнивать способность сопряженного основания отбирать протон у воды:



В этом случае шкала устанавливается относительно пары $\text{OH}^- / \text{H}_2\text{O}$.

Вода — слабый электролит, т. е. в чистой воде наблюдается слабая диссоциация молекул воды на ионы:



Константа диссоциации — это константа равновесия для уравнения диссоциации. Для воды константа диссоциации

$$K_d = \frac{[\text{H}_3\text{O}^+][\text{OH}^-]}{[\text{H}_2\text{O}]^2} = 3,24 \cdot 10^{-18} \quad \text{при } 25^\circ\text{C}.$$

Здесь и далее квадратные скобки означают концентрации или активности. $[\text{H}_2\text{O}]$ — концентрация воды в системе, она очень высока: $[\text{H}_2\text{O}] = 1000/18 \approx 55,5$ моль/л.

В соответствии с принципом электронейтральности сумма зарядов ионов, образовавшихся при диссоциации воды, равна нулю, поэтому $[\text{H}_3\text{O}^+] = [\text{OH}^-]$.

Величина, входящая в знаменатель выражения для константы диссоциации воды, называется *ионным произведением воды*:

$$K_w = [\text{H}_3\text{O}^+][\text{OH}^-] \approx (55,5)^2 \cdot K_d \approx 1,008 \cdot 10^{-14} \text{ (при } 25^\circ\text{C)}.$$

Отсюда получаем, что концентрация ионов гидроксония очень мала и равна концентрации ионов гидроксила:

$$[\text{H}_3\text{O}^+] = [\text{OH}^-] = \sqrt{K_w} \approx 10^{-7}.$$

Диссоциация воды зависит от температуры, поэтому от нее зависит и ионное произведение воды. В диапазоне температур 0–100 °С для точного определения K_w можно использовать эмпирическое соотношение

$$-\lg K_w = \frac{4470,99}{T} - 6,0875 + 1,706 \cdot 10^{-2} T,$$

при этом среднее отклонение расчетного значения от измеренного составляет около 0,0005, а максимальное — около 0,0014.

Понятие pH

Поскольку чистая вода нейтральна, то раствор считается кислым, если концентрация ионов гидроксония в нем выше, чем в чистой воде. При обратном соотношении концентраций ионов раствор считается щелочным:

$$\begin{aligned} [\text{H}_3\text{O}^+] > 10^{-7} \text{ M} \quad ([\text{OH}^-] < 10^{-7} \text{ M}) & \text{— кислота,} \\ [\text{H}_3\text{O}^+] < 10^{-7} \text{ M} \quad ([\text{OH}^-] > 10^{-7} \text{ M}) & \text{— основание.} \end{aligned}$$

Для сравнения кислотности растворов используют так называемый *водородный показатель, pH*:

$$\text{pH} = -\lg [\text{H}_3\text{O}^+], \quad (2.5.6)$$

где под знаком логарифма стоит молярная концентрация (активность) ионов гидроксония. Аналогично определяется и показатель pOH: $\text{pOH} = -\lg [\text{OH}^-]$.

Очевидно соотношение:

$$\text{pH} + \text{pOH} = 14.$$

Для нейтральных растворов $\text{pH} = 7$, для кислых $\text{pH} < 7$, для щелочных $\text{pH} > 7$.

Константы диссоциации для уравнений (2.5.5) могут быть записаны в виде

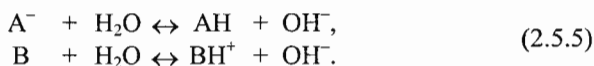
$$K_d = \frac{[\text{H}_3\text{O}^+][\text{A}^-]}{[\text{H}_2\text{O}][\text{AH}]}, \quad K'_d = \frac{[\text{H}_3\text{O}^+][\text{B}]}{[\text{H}_2\text{O}][\text{BH}^+]}$$

Поскольку концентрация воды в большинстве случаев очень велика, ее можно считать постоянной. Поэтому кислотно-основное равновесие можно характеризовать так называемыми *константами кислотности*:

$$K_a = [\text{H}_2\text{O}] \cdot K_d, \quad K'_a = [\text{H}_2\text{O}] \cdot K'_d. \quad (2.5.7)$$

Чем больше константа кислотности, тем сильнее кислота. Силу кислот принято характеризовать величиной $\text{p}K_a = -\lg K_a$. Одной из наиболее сильных кислот является хлорная кислота ($\text{p}K_a = -8$), к слабым кислотам относятся, например, уксусная ($\text{p}K_a = +4,75$), синильная ($\text{p}K_a = +9,4$). Для многоосновных кислот вводят несколько констант кислотности — для каждого диссоциирующего протона. Так, например, для ортофосфорной кислоты $\text{p}K_1 = 2,1$; $\text{p}K_2 = 7,2$; $\text{p}K_3 = 12$.

Вместо уравнений (2.5.5) можно использовать уравнения для реакций оснований с водой:



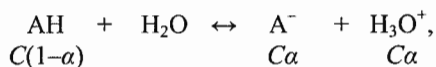
Тогда по аналогии с константами кислотности можно ввести константы основности:

$$K_b = \frac{[\text{AH}][\text{OH}^-]}{[\text{A}^-]}, \quad K'_b = \frac{[\text{BH}^+][\text{OH}^-]}{[\text{B}]}$$

Очевидно, что $K_a K_b = K_w$, $K'_a K'_b = K_w$.

В разбавленных растворах сильные кислоты и основания диссоциируют полностью ($\alpha = 1$), поэтому в таких растворах pH определяется непосредственно по концентрации вещества, введенного в раствор. Например, pH раствора HCl с концентрацией 0,02 н равен $-\lg(2 \cdot 10^{-2}) = 2 - \lg 2 \approx 1,7$, а для раствора NaOH с такой же концентрацией $\text{pOH} = -\lg(2 \cdot 10^{-2}) = 1,7$; $\text{pH} = 14 - \text{pOH} = 12,3$.

В случае слабых кислот и оснований ($\alpha \ll 1$) надо учитывать их неполную диссоциацию. Рассмотрим, например, равновесие



где C — концентрация раствора. Тогда $K_a = \frac{C\alpha^2}{1-\alpha} \approx C\alpha^2$, $[H_3O^+] = C\alpha^2 = \sqrt{K_a C}$. Следовательно,

$$pH = \frac{1}{2} pK_a + \frac{1}{2} \lg C. \quad (2.5.6)$$

Это выражение справедливо только для слабых кислот.

В общем случае надо учитывать собственную диссоциацию воды. Для вычисления концентрации ионов гидроксония можно использовать следующие четыре уравнения:

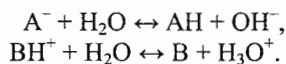
$$\begin{aligned} K_a &= \frac{[H_3O^+][A^-]}{[AH]}, \\ K_w &= [H_3O^+][OH^-], \\ [H_3O^+] &= [A^-] + [OH^-], \\ C &= [A^-] + [AH]. \end{aligned}$$

Третье и четвертое уравнения представляют собой условие электронейтральности и закон сохранения вещества соответственно. Совместное решение этих уравнений приводит к кубическому уравнению относительно концентрации гидроксония, которое можно решить стандартными методами.

Кислотность растворов солей зависит от их состава. Соли сильной кислоты и сильного основания не изменяют pH раствора. Соли сильной кислоты и слабого основания уменьшают pH, а соли сильного основания и слабой кислоты повышают его. Гидролиз солей слабой кислоты и слабого основания более сложен. Рассмотрим диссоциацию такой соли:



Образовавшиеся в результате диссоциации ионы гидролизуются в соответствии с уравнениями реакций



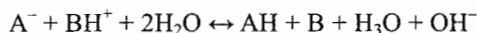
Соответствующие константы равновесия

$$K' = \frac{[AH][OH^-]}{[A^-]}, \quad K'' = \frac{[B][H_3O^+]}{[BH^+]}$$

Если $K' \approx K''$, то

$$[OH^-] \approx [H_3O^+], \quad [AH] \approx [B], \quad [A^-] \approx [BH^+].$$

Для суммарной реакции гидролиза



константа равновесия имеет вид

$$K = \frac{[AH][B][H_3O^+][OH^-]}{[A^-][BH^+][H_2O]^2} = \frac{[AH][B]K_w}{[A^-][BH^+][H_2O]^2} = \frac{K_b K_w}{K_a [H_2O]^2},$$

где $K_b = K''$, $K_a = \frac{K_w}{K'}$ — константы основности и кислотности для пар

BH^+/B и AH/A^- . Можно показать, что $[H_3O^+]^2 = K_a K_b$, т. е.

$$pH = \frac{1}{2}(pK_a + pK_b).$$

Буферные растворы

Буферные растворы — это такие растворы, что при их разбавлении или добавлении к ним небольших количеств сильных кислот или оснований их pH изменяется незначительно. Способность раствора сохранять pH неизменным характеризуется буферной емкостью β :

$$\beta = \frac{dB}{dpH} = \left| \frac{dA}{dpH} \right|,$$

где B и A — количество щелочи или кислоты, добавленное к раствору. Можно показать, что

$$\beta = 2,3 \left([H_3O^+] + [OH^-] \right).$$

Растворимость

Растворимостью вещества s называют количество молей вещества, которое можно растворить в 1 л данного растворителя при заданной температуре. Растворимость также часто выражают количеством граммов вещества, которое можно растворить в 100 мл растворителя.

Типичным примером малорастворимых веществ является сульфат бария, $BaSO_4$. Если C — расчетная концентрация введенного в раствор $BaSO_4$, то константа диссоциации равна

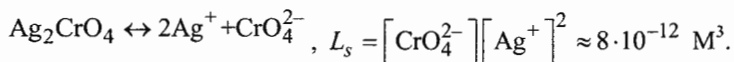
$$K = \frac{[Ba^{2+}][SO_4^{2-}]}{[BaSO_4]}.$$

Однако, поскольку $[\text{BaSO}_4] \approx \text{const}$, равновесие в такой системе можно охарактеризовать величиной, сходной по смыслу с иным произведением воды и называемой произведением растворимости, L_s :

$$L_s = [\text{Ba}^{2+}][\text{SO}_4^{2-}] \approx \text{const}.$$

Поскольку растворимость $s = [\text{Ba}^{2+}] = [\text{SO}_4^{2-}]$, то $L_s = s^2$. В случае сульфата бария $s = 10^{-5}$ М, $L_s = 10^{-10}$ М².

Если заряды катиона и аниона разные, то произведение растворимости вычисляется в соответствии с общими правилами определения константы равновесия. Например, для хромовокислого серебра



Поскольку $s = [\text{CrO}_4^{2-}]$, $L_s = s \cdot (2s)^2 = 4s^3$, т. е. растворимость этой соли $s \approx 2 \cdot 10^{-4}$ М.

Если к раствору малорастворимого соединения добавить хорошо растворимый электролит, имеющий общий ион с малорастворимым соединением, растворимость последнего уменьшается. Это легко видеть на примере сульфата бария, если к его раствору добавить серной кислоты. Пусть концентрация серной кислоты составляет 0,1 М. Тогда для растворимости s' сульфата бария в этом случае имеем: $[\text{Ba}^{2+}] = s'$, $[\text{SO}_4^{2-}] = 0,1 + s'$. Поэтому произведение растворимости $L_s = s'(s' + 0,1)$. Поскольку $s' \ll 1$, получаем $s' \approx 10L_s = 10^{-9}$ М., т. е. растворимость уменьшилась на 4 порядка.

Активности ионов в растворе

Электростатические взаимодействия между ионами в растворе (а также между ионами и молекулами растворителя) настолько сильны, что растворы электролитов можно считать разбавленными только при концентрациях менее 10^{-3} М.

Обозначив μ химический потенциал электролита, для смеси ионов в 1,1-электролите (одно-одновалентный электролит — катион и анион имеют валентность, равную 1) можем записать соотношение

$$\mu = \mu_+ + \mu_-,$$

где μ_+ и μ_- — химические потенциалы катиона и аниона. Обозначим индексом *ид* идеальную смесь, тогда

$$\mu = \mu_+^{id} + \mu_-^{id} + RT \ln \gamma_+ \gamma_- ,$$

где γ_+ и γ_- — коэффициенты активности ионов. Отклонения от идеальности связаны с последним членом в правой части этого уравнения. Его величину можно оценить на основании экспериментальных данных, однако выделить вклады катиона и аниона невозможно. Поскольку оснований для приписывания разных значений коэффициентам активностей нет, лучшим приближением будет приписать им одинаковые значения γ_{\pm} , называемые средней ионной активностью:

$$\begin{aligned} \mu_+ &= \mu_+^{id} + RT \ln \gamma_{\pm} , \\ \mu_- &= \mu_-^{id} + RT \ln \gamma_{\pm} . \end{aligned}$$

Следовательно, $\gamma_{\pm} = \sqrt{\gamma_+ \gamma_-}$.

В общем случае, когда при диссоциации образуется ν_+ катионов с зарядом z_+ и ν_- анионов с зарядом z_- , имеем:

$$\begin{aligned} \nu &= \nu_+ + \nu_- , \\ \nu_+ z_+ + \nu_- z_- &= 0 , \end{aligned}$$

откуда

$$\nu_+ = - \left(\frac{z_-}{z_+ - z_-} \right) \nu , \quad \nu_- = \left(\frac{z_+}{z_+ - z_-} \right) \nu . \quad (2.5.7)$$

Если моляльность раствора m , то концентрации ионов равны $m_+ = \nu_+ m$, $m_- = \nu_- m$. Для химического потенциала должно выполняться соотношение

$$\mu = \nu_+ \mu_+ + \nu_- \mu_- = \nu_+ \mu_+^{id} + \nu_- \mu_-^{id} + \nu_+ RT \ln \gamma_+ + \nu_- RT \ln \gamma_- = \nu \mu^{id} + RT \ln \left(\gamma_+^{\nu_+} \gamma_-^{\nu_-} \right) .$$

Используя подход, описанный выше, можно ввести среднюю ионную активность следующим образом:

$$\mu = \nu \left[\mu^{id} + RT \ln (\gamma_{\pm}) \right] .$$

Тогда

$$\gamma_{\pm} = \left(\gamma_+^{\nu_+} \gamma_-^{\nu_-} \right)^{\frac{1}{\nu}} . \quad (2.5.8)$$

Используя (2.5.7), можно переписать это соотношение в виде

$$\ln \gamma_{\pm} = - \left(\frac{z_-}{z_+ - z_-} \right) \ln \gamma_+ + \left(\frac{z_+}{z_+ - z_-} \right) \ln \gamma_- . \quad (2.5.9)$$

Соотношения (2.5.8) и (2.5.9) соответствуют равным вкладам катиона и аниона в отклонение раствора от идеальности. Вычисление среднего ионного коэффициента активности на основании свойств ионов представляет собой одну из важнейших задач теории электролитов. В 1923 г. Дебай и Хюккель дали первое решение этой задачи, которое, несмотря на многие недостатки, используется до сих пор.

Теория растворов электролитов Дебая—Хюккеля

Теория Дебая—Хюккеля основана на предположении о том, что основной вклад в отклонение поведения раствора электролита от идеальности обусловлен значительной величиной и дальностью действия кулоновских взаимодействий ионов. Это означает, что всеми остальными причинами отклонений от идеальности можно пренебречь.

Поскольку противоположно заряженные ионы притягиваются друг к другу, вблизи случайно выбранного катиона скорее всего окажутся анионы, и наоборот. Несмотря на то что раствор в целом электронейтрален, вблизи любого иона в среднем должен быть избыток противоположно заряженных ионов (ионов противоположного заряда). Такое распределение ионов приводит к образованию «ионной атмосферы», заряд которой компенсирует заряд центрального иона. За счет электростатических взаимодействий с ионной атмосферой энергия центрального иона и, следовательно, его химический потенциал уменьшаются. Поскольку в идеальной смеси такого снижения нет, его следует отнести к изменению химического потенциала идеальной смеси за счет введения коэффициента активности.

В модели Дебая—Хюккеля распределение электрического потенциала и ионов вокруг случайно выбранного иона в растворе определяется уравнениями Пуассона и Больцмана. Это означает, что все процессы в растворе проходят достаточно медленно, чтобы не нарушалось равновесное распределение Больцмана.

Для простоты выберем в качестве центрального иона одновалентный катион. Уравнение Пуассона имеет вид

$$\Delta\varphi = -\frac{\rho}{\varepsilon\varepsilon_0}, \quad (2.5.10)$$

где ρ — объемная плотность заряда, ε — диэлектрическая проницаемость среды, ε_0 — электрическая постоянная ($\Delta \equiv \nabla^2$ — дифференциальный оператор Лапласа). Если n_i — концентрация ионов (шт./см³), то объемная плотность заряда равна $\rho' = \sum_i e z_i n_i$, где z_i — валентность иона (положительная или отрицательная), e — заряд протона. Поскольку на достаточно большом удалении от центрального иона его поле полностью экранирова-

но, то вне ионной атмосферы концентрации ионов постоянны и равны n_{i0} . Тогда, используя распределение Больцмана для локальной концентрации ионов и считая, что их энергия определяется только кулоновским взаимодействием с центральным ионом, можем записать соотношение

$$n_i = n_{i0} e^{-\frac{z_i e \varphi}{kT}},$$

где φ — потенциал поля в данной точке. Для сильно разбавленных растворов (для которых применима теория Дебая—Хюккеля) показатель экспоненты можно считать малым. Тогда, разлагая экспоненту в ряд и ограничиваясь первыми двумя членами разложения, получим

$$n_i = n_{i0} \left(1 - \frac{z_i e \varphi}{kT} \right). \quad (2.5.11)$$

Решая совместно (2.5.10) и (2.5.11) для сферически симметричной системы, получим общее решение в виде

$$\varphi = C_1 \frac{e^{-\kappa r}}{r} + C_2 \frac{e^{\kappa r}}{r}, \quad (2.5.12)$$

где

$$\kappa^2 = \frac{e^2}{\varepsilon \varepsilon_0 kT} \sum_i n_{i0} z_i^2. \quad (2.5.13)$$

Поскольку вне ионной атмосферы $\varphi = 0$, то и $C_2 = 0$.

Для объемной плотности заряда имеем соотношение

$$\rho = \sum_i e z_i n_i = \sum_i e z_i n_{i0} \left(1 - \frac{z_i e \varphi}{kT} \right) = - \sum_i e z_i n_{i0} \frac{z_i e \varphi}{kT},$$

подставив в которое выражения для κ и φ , получим

$$\rho = -\varepsilon \varepsilon_0 \kappa^2 C_1 \frac{e^{-\kappa r}}{r}.$$

Поскольку суммарный заряд ионной атмосферы равен заряду центрального иона с противоположным знаком, то

$$e z_0 = \int_a^\infty \rho 4\pi r^2 dr,$$

где a — расстояние, на которое могут сближаться ионы. После интегрирования получим для константы C_1 следующее выражение:

$$C_1 = \frac{z_0 e}{4\pi \varepsilon_0 \varepsilon} \cdot \frac{e^{\kappa a}}{1 + \kappa a}. \quad (2.5.14)$$

Это так называемое второе приближение Дебая—Хюккеля. В первом приближении ионы считаются точечными, т. е. $a = 0$.

Потенциалом ионной атмосферы называют потенциал, создаваемый всеми ионами атмосферы в месте нахождения центрального иона. Поскольку

$$\varphi = \frac{z_0 e}{4\pi\epsilon_0\epsilon} \cdot \frac{e^{\kappa a}}{1 + \kappa a} \cdot \frac{e^{-\kappa r}}{r} = \varphi_0 + \varphi_a,$$

где $\varphi_0 = \frac{z_0 e}{4\pi\epsilon_0\epsilon r}$ — потенциал центрального иона, то потенциал ионной

атмосферы φ_a можно найти как предел разности $\varphi - \varphi_0$ при $r \rightarrow 0$ (раскрывая неопределенность по правилу Лопиталья):

$$\varphi_a = -\frac{z_0 e \kappa}{4\pi\epsilon_0\epsilon}. \quad (2.5.15)$$

Этот потенциал равен потенциалу равномерно заряженной сферической оболочки радиусом κ^{-1} с зарядом $-z_0 e$, поэтому величина κ^{-1} называется радиусом ионной атмосферы. Энергия взаимодействия центрального иона с ионной атмосферой такая же, как и энергия взаимодействия двух противоположно заряженных ионов ($-z_0 e$ и $+z_0 e$), расположенных на расстоянии κ^{-1} друг от друга. Это позволяет считать, что изменение энергии центрального иона за счет взаимодействия с его ионным окружением равно половине полной энергии электростатического взаимодействия:

$$\Delta E_e = \frac{1}{2} z_0 e \varphi_a = -\frac{z_0^2 e^2 \kappa}{8\pi\epsilon_0\epsilon}. \quad (2.5.16)$$

Считая, что отклонения от идеальности в выражении для химического потенциала иона $\mu_{\pm} = \mu_{\pm}^{id} + RT \ln \gamma_{\pm}$, $\mu_{-} = \mu_{-}^{id} + RT \ln \gamma_{\pm}$ полностью обусловлены электростатическими взаимодействиями иона с ионным окружением, т. е. $RT \ln \gamma_{\pm} = N_A \Delta E_e = -\frac{N_A z_0^2 e^2 \kappa}{8\pi\epsilon_0\epsilon}$, можно получить для десятичного логарифма коэффициента активности следующее соотношение:

$$\lg \gamma_{\pm} = -|z_{+} z_{-}| A \sqrt{J}, \quad (2.5.17)$$

где $A \approx \frac{e^2 \cdot 23 \sqrt{20 N_A}}{8\pi \sqrt{(\epsilon_0 \epsilon k T)^3}}$, $J = \frac{1}{2} \sum c_i z_i^2$ — ионная сила раствора. Соотноше-

ние (2.5.17), записанное для десятичного логарифма коэффициента активности, называется предельным законом Дебая—Хюккеля.

Использование второго приближения в вычислениях приводит к следующему выражению:

$$\lg \gamma_{\pm} = -\frac{|z_+ z_-| A \sqrt{J}}{1 + aB \sqrt{J}}, \quad (2.5.18)$$

где $B = 10e \sqrt{\frac{20N_A}{\epsilon_0 \epsilon kT}}$, а величина параметра a , имеющего смысл минимального расстояния между ионами, подбирается эмпирически. Формулу (2.5.18) иногда записывают в виде

$$\lg \gamma_{\pm} = -\frac{|z_+ z_-| A \sqrt{J}}{1 + \sqrt{J}}, \quad (2.5.19)$$

который соответствует значению $a = 0,304$ нм для всех электролитов (при 25 °С). В таком виде она может использоваться во многих случаях до концентраций, соответствующих ионной силе 0,1 М. Для более высоких значений ионной силы используют дополнительные поправки к (2.5.18). Кроме того, существуют эмпирические уравнения, пригодные для использования во всем диапазоне концентраций электролитов.

Границы раздела фаз.

Окислительно-восстановительные процессы.

Электроды

Для распределения потенциала вблизи границы раздела фаз принята следующая терминология.

Потенциал внутри фазы на достаточном удалении от границы раздела фаз называется *внутренним потенциалом* (φ_i). Он равен работе по перемещению единичного положительного заряда из бесконечности в вакууме в данную точку среды.

Потенциал внутри фазы в непосредственной близости к границе раздела фаз называется *поверхностным потенциалом* фазы (φ_s) и равен работе по перемещению единичного положительного заряда из точки в вакууме вблизи границы раздела фаз в точку на поверхности фазы.

Внешний потенциал фазы (φ_o) равен работе по перемещению единичного положительного заряда из бесконечности в вакууме в точку в непосредственной близости к границе раздела фаз, но тоже в вакууме.

Гальвани-потенциал — это разность внутренних потенциалов двух граничащих фаз.

Вольт-потенциал — это разность внешних потенциалов двух граничащих фаз.

Правильно разомкнутая цепь — это такая электрическая цепь из проводников 1-го и 2-го рода, на концах которой находится один и тот же металл.

Ток через раствор (расплав) электролита может быть обусловлен только процессами перезарядки ионов на электродах, так как других носителей заряда в системе нет. Таким образом, ток через раствор связан с переносом заряда через границы раздела фаз металл — раствор, т. е. окислительно-восстановительными процессами на поверхностях электродов.

Рассмотрим систему, состоящую из медного электрода, опущенного в раствор сульфата меди (II). Ионы Cu^{2+} могут покидать раствор и осаждаться на электроде, достраивая его кристаллическую решетку. Но может идти и обратный процесс — растворение электрода. Тип процесса определяется разностью электрохимических потенциалов иона Cu^{2+} в растворе и металле. В общем случае она не равна нулю.

Введем обозначения: $\mu_{\text{Cu}^{2+}}^{\text{Me}} \equiv \mu_i^m$; $\mu_{\text{Cu}^{2+}}^s \equiv \mu_i^s$. При постоянной температуре $\mu_i^m = \text{const}$, а $\mu_i^s = \mu_i^s([\text{Cu}^{2+}], [c_i], \dots)$ зависит от концентрации ионов меди, других компонентов раствора, типа растворителя и т. п.

Если $\mu_i^s > \mu_i^m$, то часть ионов перейдет из раствора на поверхность электрода, восстановится до атомов меди и при этом зарядит электрод положительно. Зарядение электрода приведет к изменению потенциала электрода и, следовательно, электрохимического потенциала Cu^{2+} в металле. В конце концов, установится равенство $\mu_i^s = \mu_i^m$, соответствующее некоторому избыточному заряду (и потенциалу) электрода.

Если исходно $\mu_i^s < \mu_i^m$, то идет обратный процесс, при котором электрод растворяется — атомы меди окисляются до ионов Cu^{2+} , последние переходят в раствор, а электрод заряжается отрицательно до тех пор, пока не сравняются электрохимические потенциалы Cu^{2+} в растворе и металле.

Поскольку $\mu_i^s = \mu_i^s([\text{Cu}^{2+}], [c_i], \dots)$, то можно подобрать такую исходную концентрацию ионов Cu^{2+} в растворе, что сразу имеет место равенство $\mu_i^s = \mu_i^m$. Такой раствор называется *нулевым раствором для данного электрода*.

Если раствор не нулевой, то на границе раздела фаз электрод — раствор всегда образуется так называемый *двойной электрический слой* (ДЭС), которому соответствует пространственное (макроскопическое) разделение зарядов и соответствующее распределение потенциала.

Сходные процессы происходят на границах разделов любых фаз, при этом через границу раздела проникают, как правило, либо ионы, либо электроны. Если металл находится в вакууме, то ДЭС у его поверхности

образуется за счет «испарения» электронов. Поверхностный потенциал металла будет определяться работой выхода электрона.

Аналогичные процессы происходят на границах разделов между разными металлами. Разность потенциалов двух металлов, находящихся в вакууме и имеющих общую границу раздела фаз, называется *контактной разностью потенциалов*.

Между двумя электродами, помещенными в свои нулевые растворы, возникает разность электрических потенциалов, которая во многих случаях совпадает с контактной разностью потенциалов тех же металлов.

Классификация электродов

Электроды, используемые в электрохимических исследованиях, разделяют на три рода. Электроды 1-го рода — это металлические (или металлоидные) электроды, погруженные в раствор, содержащий ион соответствующего металла. К этим электродам относятся также амальгамные и газозовые электроды.

Электроды 2-го рода состоят из металла, покрытого слоем его труднорастворимой соли, содержащей анион, присутствующий в растворе. Эти электроды являются обратимыми по соответствующему аниону.

Кроме этих двух типов электродов широко применяются ионообменные электроды. На границе раздела фаз между ионообменником и раствором возникает разность потенциалов, обусловленная процессами ионного обмена между фазами. К ионообменным электродам относятся стеклянные электроды, используемые для измерений активностей ионов и рН растворов.

Двойной электрический слой

На любой границе раздела фаз образуется так называемый *двойной электрический слой* (ДЭС), характеризующийся вполне определенным распределением заряда и потенциала. ДЭС обычно имеет две части: плотный адсорбционный слой Гельмгольца и диффузный слой Гюи—Чепмена. Слой Гельмгольца образуется при адсорбции ионов на границе раздела фаз, его толщина (δ) обычно составляет около одного диаметра сольватированных ионов. Эта часть ДЭС представляет собой плоский конденсатор, и в ней потенциал изменяется линейно с расстоянием.

В диффузной части ДЭС распределения ионов и потенциала экспоненциальны. Для расстояний $x \geq \delta$ от границы раздела фаз в модели Гюи—Чепмена делаются те же предположения, что и в модели Дебая—Хюккеля, кроме того, что ДЭС — плоский. Поэтому уравнение Гюи—Чепмена записывается в виде

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{F}{\epsilon_0\epsilon} \sum c_{i0} z_i e^{-\frac{z_i F}{RT} \varphi}, \quad (2.5.20)$$

и в приближении малых потенциалов

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} \approx \frac{2JF^2}{\varepsilon_0\varepsilon RT} \varphi = \kappa^2 \varphi. \quad (2.5.21)$$

Расчеты по этой модели дают большие расхождения с экспериментом, которые связаны с грубостью приближений. Учет конечных размеров ионов, адсорбции ионов на поверхности с образованием так называемого *плотного слоя Гельмгольца* и диффузного распределения ионов в объемной фазе раствора (*диффузный слой*), позволил получить лучшее согласие с экспериментом. Слой Гельмгольца характеризуется двумя размерами: радиусом адсорбированного сольватированного иона и расстоянием наибольшего сближения ионов с поверхностью твердой фазы (толщина плотного слоя, δ). Толщина диффузного слоя характеризуется некой эффективной величиной λ , аналогичной дебаевской длине экранирования κ^{-1} в теории Дебая—Хюккеля.

Если отсчитывать координату x от слоя Гельмгольца ($x' = x - \delta$), то решение уравнения (2.5.21) можно записать в виде

$$\varphi_{x'} = \varphi_\delta \cdot e^{-\kappa x'}, \quad (2.5.22)$$

где φ_δ — потенциал слоя Гельмгольца. Толщина диффузного слоя зависит от ионной силы:

$$\lambda = \sqrt{\frac{RT\varepsilon_0\varepsilon}{2JF^2}} = \frac{A_0}{\sqrt{J}}.$$

Для водных растворов (298 К) при ионной силе 0,1 М $\lambda \approx 1$ нм, а при ионной силе 1 мМ $\lambda \approx 10$ нм.

В случае 1,1-валентного электролита уравнение (2.5.20) принимает вид

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{2Fc}{\varepsilon_0\varepsilon} \operatorname{sh}\left(\frac{F\varphi}{RT}\right).$$

Решение этого уравнения при тех же условиях, что и ранее, записывается следующим образом:

$$\varphi_{x'} = \frac{2RT}{F} \operatorname{arcsh}\left(-\frac{q_\delta}{\sqrt{8RTc\varepsilon_0\varepsilon}}\right), \quad (2.5.23)$$

где q_δ — заряд диффузного слоя, который можно определить, интегрируя уравнение Пуассона с учетом условия электронейтральности:

$$q_\delta = -\sqrt{8RTc\varepsilon_0\varepsilon} \operatorname{sh}\left(-\frac{zF\varphi_\delta}{2RT}\right), \quad (2.5.24)$$

где φ_δ — потенциал на границе между плотным и диффузным слоями.

Поскольку потенциал электрода φ_0 можно представить в виде двух скачков потенциала: между электродом и границей плотного и диффузного слоев и между этой границей и удаленной точкой в объемной фазе раствора, то дифференциальная электрическая емкость ДЭС может быть представлена в виде суммы емкостей двух плоских конденсаторов, образованных слоем Гельмгольца (C_G) и диффузным слоем (C_d).

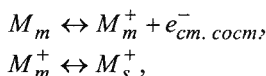
$$\text{В расчете на } 1 \text{ м}^2 \quad C_G = \frac{q_0}{\varphi_0 - \varphi_\delta} = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon}{\delta}, \quad C_d = \frac{q_\delta}{\varphi_\delta} = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon}{\lambda} \quad \text{и} \quad C_{ДЭС} = \frac{C_G C_d}{C_G + C_d} = \frac{\varepsilon_0 \varepsilon}{\delta + \lambda}.$$

Потенциал полуэлемента. Уравнение Нернста

При погружении металлического электрода в раствор, содержащий ионы этого металла, на границе раздела фаз идут процессы заряжения двойного слоя до тех пор, пока электрохимические потенциалы компонентов системы не выровняются.

Принято границу раздела между твердыми или твердой и жидкой фазами обозначать вертикальной чертой ($|$), а границу между жидкими фазами (или солевой мостик) — двойной вертикальной чертой ($||$).

Рассмотрим границу раздела металл — раствор. Атомы M в металле находятся в равновесии с электронами и ионами, а ионы — в равновесии с ионами в растворе. Через границу раздела фаз свободно проникать могут только ионы. Реакция на границе раздела фаз может быть записана в виде



что соответствует переходу единичного положительного заряда из металла в раствор.

Для химических потенциалов в этом случае можем записать

$$\begin{cases} \mu(M) = \mu(M_m^+) + \mu(e_m^-), \\ \mu(M_m^+) = \mu(M_s^+), \end{cases}$$

где

$$\begin{aligned} \mu(M_s^+) &= \mu^0(M_s^+) + kT \ln a_{M^+} + e\varphi_s, \\ \mu(e_m^-) &= \mu^0(e^-) - e\varphi_m. \end{aligned}$$

Подставив эти выражения в систему уравнений, получим

$$\mu(M) = \mu^0(M_s^+) + kT \ln a_{M^+} + e\varphi_s + \mu^0(e^-) - e\varphi_m,$$

откуда

$$e(\varphi_m - \varphi_s) = \sum \mu^0 + kT \ln a_{M^+},$$

где

$$\sum \mu^0 = \mu^0(M_s^+) + \mu^0(e^-) - \mu^0(M).$$

Разность потенциалов между металлом и раствором называется потенциалом электрода (потенциалом полуэлемента): $E = \varphi_m - \varphi_s$. Тогда имеем:

$$E = E^0 + \frac{RT}{zF} \ln a_{M^+}, \quad (2.5.25)$$

где z — валентность иона металла, E^0 — стандартный потенциал полуэлемента, $E^0 = \frac{\sum \mu^0}{ze}$. Принято использовать десятичные логарифмы, поэтому потенциал полуэлемента обычно записывается в виде (при 298 К)

$$E = E^0 + \frac{0,0592}{z} \lg a_{M^+}. \quad (2.5.26)$$

Последние два уравнения называются уравнениями Нернста.

Электропроводность растворов электролитов

Направленное движение ионов, т. е. электрический ток в растворах электролитов, в зависимости от причин, его вызвавших, разделяется на следующие виды:

- *диффузия* — направленное движение ионов, обусловленное разностью их химических потенциалов;
- *миграция* — направленное движение за счет разностей потенциалов внешних полей;
- *конвекция* — перенос ионов вместе с движущейся средой (растворителем).

В *неподвижном растворителе* при наличии внешнего электрического поля перенос ионов определяется электрохимическим потенциалом, отличающимся от обычного на величину энергии заряда в поле:

$$\tilde{\mu}_i = \mu_i + q_i\varphi = \mu_i^0 + kT \ln n_i + q_i\varphi, \quad (2.5.27)$$

где φ — потенциал поля в данной точке, $q_i = z_i e$, z_i — валентность иона, e — заряд протона, n_i — концентрация (шт./см³). Из-за несжимаемости жидкости можно считать свободные энергии Гиббса и Гельмгольца примерно равными.

Средняя сила, действующая на систему при изменении обобщенной координаты x_k вычисляется по общим правилам (см. 2.1.23). В расчете на один ион эту силу можно определить соотношением

$$\mathbf{F}_i = -\text{grad } \tilde{\mu}_i = -\text{grad } \mu_i - q_i \text{ grad } \varphi.$$

В этом выражении первый член в правой части соответствует диффузии, второй — миграции. В случае 1,1-электролита, силы, действующие на катион (+) и анион (-), равны

$$F_{\pm} = -kT \frac{d \ln n}{dx} \pm eE,$$

где n — концентрация катионов (и анионов), E — напряженность электрического поля. Если u_{\pm} — скорости движения ионов, то уравнение движения можно записать в виде

$$m \frac{du_{\pm}}{dt} = F_{\pm} - r_{\pm} u_{\pm},$$

где r_{\pm} — сопротивление среды. Следовательно, в установившемся режиме

$$u_{\pm} = -\frac{kT}{r_{\pm}} \frac{d \ln n}{dx} \pm \frac{eE}{r_{\pm}}. \quad (2.5.28)$$

Если внешнее поле отсутствует, то нет и суммарного тока, выполняется условие электронейтральности. Полагая $u_{\pm} = u$, после некоторых преобразований можно получить

$$nu = -\frac{2kT}{r_{-} + r_{+}} \frac{dn}{dx}.$$

В левой части этого уравнения стоит плотность диффузионного потока ионов j_D , которая по 1-му закону Фика равна $j_D = -D \frac{dn}{dx}$. Следовательно, для коэффициента диффузии D можно получить выражение

$$D = \frac{2kT}{r_{+} + r_{-}}. \quad (2.5.29)$$

При не очень высоких напряженностях поля и частотах для растворов электролитов выполняется закон Ома:

$$j = \chi E,$$

где j — плотность тока, χ — удельная электропроводность ($\text{Ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$), E — напряженность поля. Электропроводность раствора K , заключенного между электродами площадью S , расположенными на расстоянии l , равна

$$K = \chi \frac{S}{l}.$$

В электрохимии часто удобнее использовать эквивалентную электропроводность λ , которая определяется как электропроводность слоя раствора толщиной 1 см между электродами такой площади, что объем содержит 1 г-экв чистого электролита в растворе:

$$\lambda = \chi V_e, \quad (2.5.30)$$

где V_e — объем раствора (см^3), содержащий 1 г-экв чистого электролита:

$$V_e = \frac{1000}{c},$$

где c — нормальность раствора (если c — молярность, то величина $V_0 = c^{-1}$ называется разведением). Для эквивалентной электропроводности можно получить соотношение $\lambda = \chi \frac{N_A}{n}$. С уменьшением концентрации χ уменьшается, а V_e возрастает, а λ обычно возрастает до предельного значения λ^0 .

Для разбавленных растворов ($c < 10^{-3}$ М) выполняются следующие эмпирические законы.

Закон Кольрауша для эквивалентной электропроводности: $\lambda = \lambda^0 - A\sqrt{c}$,

где A — некоторая постоянная. Обычно $0,6 < \frac{A}{\lambda_0} < 0,75$, но бывают и

исключения. В более широком интервале концентраций, а также в неводных растворах используют уравнение в модификации Шедловского:

$$\lambda = \lambda^0 - A\sqrt{c} + Bc(1 - \alpha\sqrt{c}),$$

где B и α — постоянные.

Закон Кольрауша о независимости движения ионов: $\lambda = \lambda_+ + \lambda_-$,

$\lambda^0 = \lambda_+^0 + \lambda_-^0$, т. е. эквивалентная электропроводность электролита может быть представлена в виде суммы индивидуальных электропроводностей, обусловленных катионами и анионами.

Из (2.5.28) в отсутствие градиентов концентраций следует $u_{\pm} = \frac{eE}{r_{\pm}}$.

Обозначим скорости движения ионов $u = u_+$, $v = u_-$, тогда можно записать $u = u_0E$, $v = v_0E$, где постоянные величины u_0 и v_0 называются абсолютными скоростями движения ионов. *Подвижностью иона* (U и V для катиона и аниона соответственно) называют произведение числа Фарадея на абсолютную скорость: $U = u_0F$, $V = v_0F$. Закон Кольрауша можно сформулировать так: сумма подвижностей ионов равна эквивалентной электропроводности при бесконечном разведении: $\lambda^0 = U + V$, $U = \lambda_+^0$, $V = \lambda_-^0$.

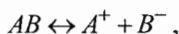
Правило Вальдена (Вальдена—Писаржевского):

$$\lambda^0 \eta = \text{const}$$

где η — вязкость раствора. Это соотношение соответствует аддитивности сил вязкости, выполнению закона Стокса и независимости эффективных размеров ионов от свойств растворителя.

Уравнение Аррениуса. Закон разведения Оствальда

Для 1,1-электролита, диссоциирующего по уравнению



баланс числа частиц $n(1-\alpha) \leftrightarrow \alpha n + \alpha n$, где α — степень диссоциации, т. е. $n_+ = n_- = \alpha n$. Ток обусловлен движением ионов, при этом u и v направлены в противоположные стороны:

$$I = S\alpha n_+ e u + S\alpha n_- (-e)(-v) = S\alpha n e (u + v).$$

Отсюда для плотности тока получаем:

$$j = \alpha n e (u + v) = \alpha n e (u_0 + v_0) E.$$

Учитывая, что $\chi = \frac{j}{E}$, $\lambda = \chi \frac{N_A}{n}$ и $N_A e = F$, получим уравнение Аррениуса:

$$\lambda = \alpha \lambda^0. \quad (2.5.31)$$

Такие же соотношения можно записать и для индивидуальных ионов:

$$\lambda_+ = \alpha \lambda_+^0, \quad \lambda_- = \alpha \lambda_-^0. \quad (2.5.32)$$

Константу диссоциации электролита можно связать со степенью диссоциации:

$$K = \frac{[A^-][B^+]}{[AB]} = \frac{\alpha^2 c}{1 - \alpha}.$$

Используя уравнение Аррениуса, можно получить соотношение, называемое законом разведения Оствальда:

$$K = \frac{c\lambda^2}{\lambda^0(\lambda^0 - \lambda)}, \quad (2.5.33)$$

которое выполняется только для сильно разбавленных растворов.

Диффузия и электропроводность

Из (2.5.29), выражая коэффициенты сопротивления среды через абсолютные скорости ионов, при бесконечном разведении можно получить

$$D = \frac{2kT}{e} \frac{u_0 v_0}{u_0 + v_0}.$$

Для бинарного электролита с зарядами ионов z_+ и z_- , выражая абсолютные скорости ионов через эквивалентные электропроводности, получим уравнение Нернста—Эйнштейна:

$$D = \frac{kT}{eF} \frac{\lambda_+^0 \lambda_-^0}{\lambda_+^0 + \lambda_-^0} \frac{z_- - z_+}{z_- z_+},$$

которое можно переписать для произвольного иона i в виде

$$D_i = \frac{RT}{|z_i| F^2} \lambda_i. \quad (2.5.34)$$

Числа переноса

Из-за различия в скоростях движения ионов различаются и токи, обусловленные движением этих ионов. Числом переноса называют долю тока, переносимого ионами данного вида. Плотность тока можно записать в виде $j = \alpha n e (u + v) = j_+ + j_-$, тогда числа переноса для катиона и аниона равны

$$t_+ = \frac{j_+}{j} = \frac{u}{u + v}, \quad t_- = \frac{j_-}{j} = \frac{v}{u + v}. \quad (2.5.35)$$

Отсюда следует соотношение для эквивалентных электропроводностей:

$$\lambda_{\pm} = t_{\pm} \lambda.$$

В общем случае заряд иона $q_i = ez_i$ ($i = 1, \dots, c$), плотность тока $j = \sum_i n_i ez_i u_i$, где u_i — скорость движения иона. Тогда для чисел переноса получим следующее выражение:

$$t_i = \frac{n_i z_i u_i}{\sum_i n_i z_i u_i}, \quad (2.5.36)$$

и, соответственно, для плотностей токов ионов:

$$j_i = t_i j. \quad (2.5.37)$$

Очевидно, что сумма всех чисел переноса равна единице: $\sum_i t_i = 1$. С

ростом температуры скорости ионов выравниваются, поэтому и числа переноса сближаются.

Диффузионный потенциал

Из (2.5.29) следует, что и в отсутствие внешнего поля возможно движение ионов, что соответствует наличию некоторой разности потенциалов. В этом случае для плотности тока можно записать уравнение

$$j = -F \sum_i z_i D_i \text{grad } c_i = \chi E. \quad (2.5.38)$$

Для потенциала электрического поля (φ_d), называемого в этом случае диффузионным, тогда имеем:

$$\text{grad } \varphi_d = \frac{F}{\chi} \sum_i z_i D_i \text{grad } c_i. \quad (2.5.39)$$

Рассмотрим систему, представляющую собой два раствора электролитов, имеющих общую границу. Эта система неравновесна (за счет диффузии с течением времени она придет в равновесное состояние, в котором химические потенциалы всех компонентов во всех точках системы одни и те же), однако ее можно представить в виде трех систем: две системы (1 и 2) в практически равновесном состоянии (с хорошим перемешиванием) разделены небольшой неравновесной системой — диффузионным слоем, в котором, собственно, и происходит процесс диффузии. Все величины, относящиеся к квазиравновесным системам, будем обозначать индексами 1 и 2.

Пусть за время τ из системы 1 в систему 2 за счет диффузии ионы перенесли (положительный) заряд, равный F . Тогда полный ток I будет равен $I = F/\tau$, ионные токи можно записать в виде $I_i = t_i I = t_i F/\tau$, а количества молей ионов (N_i), перешедших из системы 1 в систему 2, будут равны

$$N_i = \frac{I_i \tau}{z_i F} = \frac{t_i}{z_i}, \quad (2.5.40)$$

где z_i — валентность иона i -го сорта. Разности химических потенциалов ионов между системами 1 и 2: $\Delta\mu_i = \mu_{i2} - \mu_{i1}$. Изменение свободной энергии Гиббса при постоянных давлении и температуре при таком переносе ионов записывается выражением

$$\Delta G = \sum_i N_i \Delta\mu_i = \sum_i \frac{t_i}{z_i} \Delta\mu_i. \quad (2.5.41)$$

Это изменение свободной энергии равно максимальной полезной работе с противоположным знаком, которая, в свою очередь, равна работе по переносу заряда $Q = I\tau = F$ через разность потенциалов между подсистемами ($\Delta\varphi_d$): $-F\Delta\varphi_d = \Delta G = \sum_i \frac{t_i}{z_i} \Delta\mu_i$. В предельном случае для границы между бесконечно близкими по составу системами можно записать:

$$-d\varphi_d = \frac{1}{F} \sum_i \frac{t_i}{z_i} d\mu_i = \frac{RT}{F} \sum_i \frac{t_i}{z_i} d \ln a_i, \quad (2.5.43)$$

где a_i — активности ионов.

В приближении постоянных градиента концентрации и среднего ионного коэффициента активности в одномерном диффузионном слое $d \ln a_i = d \ln c_i$, $c_i(x) \equiv c_{ix} = xc_{i2} + (1-x)c_{i1}$, где x — безразмерная координата вдоль диффузионного слоя ($x=0$ в системе 1 и $x=1$ в системе 2). Опуская индекс i для упрощения записи, получаем:

$$d \ln a_x = \frac{c_2 - c_1}{c_x} dx. \quad (2.5.44)$$

Для чисел переноса ионов имеем:

$$t = \frac{c_x u z}{x \sum c_2 u z + (1-x) \sum c_1 u z}. \quad (2.5.45)$$

Подставляя (2.5.44) и (2.5.45) в выражение для члена суммы в (2.5.43), получим:

$$\frac{t}{z} d \ln a_x = \frac{(c_2 - c_1) u dx}{\sum c_1 u z + x \sum (c_2 - c_1) u z}.$$

Подставив это выражение в (2.5.43) и проинтегрировав по x от 0 до 1, получим выражение для *диффузионной разности потенциалов* в линейном приближении:

$$\Delta \varphi_d = \frac{RT}{F} \frac{\sum (c_2 - c_1) u}{\sum (c_2 - c_1) u z} \ln \frac{\sum c_1 u z}{\sum c_2 u z}. \quad (2.5.46)$$

Рассмотрим два важных частных случая.

1. Если растворы 1 и 2 содержат один и тот же 1,1-электролит с активностями a_1 и a_2 соответственно, то для диффузионного потенциала из (2.5.46) получается *уравнение Гендерсона—Планка*:

$$\Delta \varphi_d = \frac{RT}{F} \frac{u - v}{u + v} \ln \frac{a_1}{a_2} = \frac{RT}{F} \frac{\lambda^0}{\lambda_+^0 - \lambda_-^0} \ln \frac{a_1}{a_2}, \quad (2.5.47)$$

где u — подвижность катиона, v — подвижность аниона.

2. Если растворы 1 и 2 содержат 1,1-электролиты с одним общим ионом, например KCl и HCl, в равных концентрациях, то из (2.5.46) получаем уравнение

$$\Delta \varphi_d = \frac{RT}{F} \ln \frac{u_1 + v}{u_2 + v} = \frac{RT}{F} \ln \frac{\lambda_{HCl}^0}{\lambda_{KCl}^0}, \quad (2.5.48)$$

где u_1 , u_2 и v — подвижности H^+ , K^+ и Cl^- соответственно.

2.6. Поверхностные явления.

Дисперсные системы

Поверхностные явления обусловлены процессами на границах разделов фаз в гетерогенных системах. Молекулы на границе фазы обладают избытком энергии по сравнению с молекулами в объемной части фазы, обусловленным асимметрией взаимодействий с окружением. В равновесном состоянии полная энергия системы минимальна, что соответствует минимальной площади поверхности системы. Энергия, необходимая для образования единицы площади поверхности системы, называется *удельной поверхностной энергией* (σ). Избыточную поверхностную энергию (E_s) можно определить соотношением $E_s = \sigma A$, где A — площадь поверхности системы.

Таблица 2.3

Сочетания агрегатных состояний дисперсионной фазы и дисперсных частиц

Дисперсная фаза	Дисперсионная среда		
	твердая	жидкая	газообразная
Твердая	Горные породы, сплавы, твердые золи	Золи, гели, суспензии, пасты	Дымы, пыли, порошки, пудры, грунт
Жидкая	Клетки, кость	Эмульсии	Туманы, аэрозоли
Газообразная	Пемза, пористые твердые тела	Пены, газовые эмульсии	—

В обычных термодинамических системах избыточная поверхностная энергия составляет пренебрежимо малую часть полной энергии системы. Однако существуют гетерогенные системы, в которых одна из фаз представлена в виде малых частиц, и избыточная поверхностная энергия сравнима с полной энергией системы. Такие фазы (и частицы) называют дисперсными, а саму гетерогенную систему — *дисперсной системой*. Среду, содержащую дисперсные частицы, называют *дисперсионной средой*. Изучением дисперсных систем занимается коллоидная химия.

Дисперсные фазы могут состоять как из частиц, малых во всех измерениях, так и из объектов, малых лишь в одном или двух измерениях. Дисперсные системы классифицируют по разным признакам.

При классификации по размерам выделяют грубодисперсные (1–10 мкм), высокодисперсные (10 нм – 1 мкм) и ультрадисперсные (1–10 нм), или коллоидные, системы. Дисперсная фаза с одинаковыми по размерам частицами называется *монодисперсной*, в противном случае — *полидисперсной фазой*.

Дисперсные частицы и дисперсионная среда могут быть в любом из трех агрегатных состояний, кроме комбинации «газ в газе». В таблице 2.3 приведены возможные сочетания агрегатных состояний дисперсионной фазы и дисперсных частиц и примеры систем.

Строение границы раздела фаз

Переходная область от одной объемной фазы к другой на межфазной границе называется поверхностным слоем (или физической *поверхностью разрыва*). В поверхностном слое состав и параметры состояния непрерывно изменяются от значений, характерных для одной чистой фазы, до значений, характерных для другой фазы. Полное описание свойств поверхностного слоя затруднительно, поэтому с этой целью используют различные модельные представления. Наиболее простые случаи соответствуют одно- и двухкомпонентным двухфазным системам.

Для описания термодинамических характеристик поверхностного слоя используют в основном два подхода. Первый предложен Гиббсом и называется методом избыточных величин Гиббса. Во втором подходе — методе слоя конечной толщины — поверхностному слою приписываются некая конечная толщина и избыточная свободная энергия G_s , однако толщина слоя имеет условный характер и может быть разной для разных параметров системы. В дальнейшем мы будем использовать метод Гиббса.

В методе Гиббса поверхность разрыва — неоднородная область вблизи границы раздела фаз, имеющая конечную толщину. Вне поверхности разрыва объемные фазы однородны. Гиббс предложил формально заменить поверхность разрыва математическим объектом — *разделяющей поверхностью*, расположенной внутри поверхностного слоя на фиксированных расстояниях от его границ. Таким образом, реальная система заменяется идеализированной системой сравнения, в которой фазы однородны до разделяющей поверхности, а на ней происходит скачок значений термодинамических величин. Разность значений термодинамической величины между реальной системой и системой сравнения называется избытком этой величины. Избыток, отнесенный к единице площади разделяющей поверхности, называется *удельной избыточной величиной*.

Поверхностное натяжение. Поверхностное давление

Пусть площадь поверхности увеличена на dA за счет обратимого изотермического перемещения боковых стенок сосуда, содержащего обе фазы при постоянном давлении P . Тогда полная работа, совершенная системой, равна $PdV - \sigma dA$, где dV — соответствующее увеличение объема системы. Уменьшим теперь объем системы до исходного за счет перемещения верхней и нижней ее границы без изменения площади поверхности раздела фаз. Работа системы при таком изменении состояния равна $-PdV$. Единственным изменением в системе теперь остается увеличение площади на dA , которому соответствует работа системы при постоянных P , V и T , равная $-\sigma dA$. Из первого закона термодинамики (2.1.30) следует $dE = Q - W_r$. Считая $Q = 0$, имеем в этом случае $dE = \sigma dA$. Если же рассматривать случай, при котором и объем системы изменяется, то

$$dE = -PdV + \sigma dA. \quad (2.6.1)$$

Поскольку при преобразованиях Лежандра, приводящих к другим термодинамическим функциям, член σdA не затрагивается, он добавится без изменений во все дифференциальные соотношения, полученные ранее. В частности,

$$dE = TdS - PdV + \sigma dA + \sum \mu_i dn_i, \quad (2.6.2a)$$

$$dH = TdS + VdP + \sigma dA + \sum \mu_i dn_i, \quad (2.6.2b)$$

$$dF = -SdT - PdV + \sigma dA + \sum \mu_i dn_i, \quad (2.6.2в)$$

$$dG = -SdT + VdP + \sigma dA + \sum \mu_i dn_i. \quad (2.6.2г)$$

Интегрируя эти уравнения при постоянных значениях интенсивных параметров, получим, что ко всем выражениям термодинамических функций добавляется член σA :

$$E = TS - PV + \sigma A + \sum \mu_i n_i, \quad (2.6.3а)$$

$$F = -PV + \sigma A + \sum \mu_i n_i, \quad (2.6.3а)$$

$$H = TS + \sigma A + \sum \mu_i n_i, \quad (2.6.3а)$$

$$G = \sigma A + \sum \mu_i n_i. \quad (2.6.3г)$$

Дифференцируя (2.6.3г) и сравнивая с (2.6.2г), получим уравнение Гиббса—Дюгема в виде:

$$SdT - VdP + Ad\sigma + \sum n_i d\mu_i = 0. \quad (2.6.4)$$

Поверхностное натяжение σ сильно зависит от химического состава фазы. Оно минимально для сжиженных инертных газов, а для жидких органических веществ и воды имеет значение от 20 до 100 мН·м⁻¹. Наибольшие значения σ имеют вещества с высокой температурой плавления, причем во многих случаях вблизи точки плавления σ пропорционально скрытой теплоте плавления. Для алмаза величина σ превышает 10 Н·м⁻¹. С ростом температуры σ уменьшается для всех веществ, при температуре, близкой к критической (часто — при $T \approx T_c - 6$), обращается в нуль, при критической температуре T_c межфазная граница исчезает и при $T \geq T_c$ существует только газовая фаза. Приближенно зависимость поверхностного натяжения жидкости от температуры описывается эмпирическим уравнением Ван-дер-Ваальса

$$\sigma = \sigma_0 \left(1 - \frac{T}{T_c} \right)^n, \quad)$$

где σ_0 — поверхностное натяжение при температуре плавления, n подбирается по экспериментальным данным ($n = 1,2,3$ для органических веществ, $n = 1$ для жидких металлов).

Площадь a , занимаемую одной молекулой на поверхности жидкости, можно оценить по мольному объему вещества: $a = \kappa (\bar{V}/N_A)^{2/3}$. Тогда для средней мольной свободной энергии поверхностного слоя можно записать

выражение $\bar{F}_s = \sigma a N_A = \kappa N_A^{1/3} \sigma \bar{V}^{2/3}$. Л. Этвёш экспериментально показал, что $\sigma \bar{V}^{2/3}$ линейно уменьшается с температурой: $\sigma \bar{V}^{2/3} = K(T_c - 6 - T)$, где T_c — критическая температура, $K \approx 2$ для многих неполярных жидкостей, $K < 2$ и растет с температурой для полярных жидкостей. Поэтому, используя уравнение Гиббса—Гельмгольца, для полной средней мольной энергии поверхности жидкости получаем закон *Этвёша*:

$$\bar{E}_s = \kappa N_A^{1/3} K (T_c - 6),$$

из которого следует, что \bar{E}_s не зависит от температуры. Так как σ с температурой уменьшается, то энтальпия образования поверхности должна возрастать с температурой, что и наблюдается в эксперименте.

Для границы раздела между конденсированными фазами вместо поверхностного натяжения используют аналогичное по смыслу понятие — *межфазное натяжение*. Для межфазного натяжения на поверхности раздела между двумя ограниченно смешивающимися жидкостями при низких давлениях насыщенных паров и отсутствии химических реакций часто выполняется *правило Антонова*:

$$\sigma_{l_1 l_2} = \sigma_{l_1 g} - \sigma_{l_2 g},$$

где индексы l_1 , l_2 и g обозначают две жидкие и газовую фазы, при этом жидкость 1 более полярна, чем жидкость 2.

Поверхностное натяжение жидкой фазы зависит от присутствия растворенных в ней веществ. Равновесное состояние соответствует минимуму свободной энергии системы, поэтому вещества, уменьшающие поверхностное натяжение, концентрируются на границе раздела фаз. Такие вещества называются *поверхностно-активными веществами* (ПАВ). Вещества, увеличивающие поверхностное натяжение, называются *поверхностно-инактивными*. При описании процессов перераспределения веществ вблизи поверхности раздела фаз наряду с поверхностным натяжением σ используется поверхностное давление π , равное изменению поверхностного натяжения чистой жидкости (σ_0), вызванному добавлением компонента системы: $\pi = \sigma - \sigma_0$.

Более подробно процессы перераспределения веществ между объемной фазой и поверхностью рассмотрены в разделе, посвященном адсорбции.

Капиллярные явления

К капиллярным явлениям относятся смачивание поверхностей, изменение уровня жидкости в тонких трубках по сравнению с уровнем в широких сосудах, слияние капель и пузырьков и т. п.

Капиллярное давление

Капиллярным давлением называют изменение давления пара над поверхностью за счет ее искривления. Для его определения рассмотрим каплю жидкости, содержащей растворенные вещества.

При изменении содержания компонентов в капле изменяется и ее объем: $dV = \sum_i v_i dn_i$, где v_i — парциальный мольный объем i -го компонента.

Объем сферической капли радиуса r равен $V = \frac{4}{3}\pi r^3$, а площадь

поверхности $A = 4\pi r^2$. Отсюда $dA = \frac{2}{r}dV = \sum_i \frac{2v_i}{r} dn_i$. Вообще,

$$dA = \frac{dA}{dV} dV = \left(\frac{dA}{dV} \right) \sum_i v_i dn_i,$$

где величина в скобках — кривизна поверхности (кривизна сферы равна $2/r$).

При постоянных P и T из (2.6.2д) имеем:

$$dG = \sigma dA + \sum_i \mu_i dn_i = \sum_i \left(\frac{2v_i}{r} \sigma + \mu_i \right) dn_i.$$

Таким образом, искривление поверхности формально приводит к увеличению или уменьшению химического потенциала. В идеальных системах для химического потенциала можно использовать стандартную запись:

$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln P_i$, поэтому, обозначив через P_i давление над плоской поверхностью, а через P_i' — над искривленной поверхностью, получаем соотношение

$$\ln \frac{P_i'}{P_i} = \frac{2\sigma v_i}{r RT},$$

которое называется *уравнением Кельвина* (уравнением капиллярной конденсации). В общем случае оно имеет вид

$$\ln \frac{P_i'}{P_i} = \frac{\sigma v_i}{RT} \left(\frac{dA}{dV} \right) = \frac{\sigma v_i}{RT} \left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2} \right).$$

Капиллярное давление можно рассматривать как скачок давления ΔP на поверхности раздела двух фаз, имеющей конечную кривизну. Тогда $dF = \sigma dA + \Delta P dV$, откуда, используя условие Коши для полного дифференциала, получим соотношение

$$\Delta P = \sigma \left(\frac{dA}{dV} \right),$$

которое для сферических капель и пузырьков принимает вид

$$\Delta P = \frac{2\sigma}{r}.$$

Это соотношение называется *уравнением Лапласа*.

При уменьшении капель и пузырьков σ начинает зависеть от их размеров, что связано с исчезновением объемной фазы. Эта зависимость описывается *уравнением Толмена*:

$$\frac{\sigma}{\sigma_0} = \frac{1}{1 + \frac{2\lambda}{r}},$$

где σ_0 — поверхностное натяжение при $r \gg \lambda$.

Смачивание и растекание

Смачивание наблюдается на границе раздела двух фаз (одна из которых твердая) при приведении в контакт с ней третьей (жидкой) фазы. Количественно смачивание характеризуется *краевым углом* (углом смачивания) θ — максимальным углом, образуемым касательной к поверхности капли, находящейся на твердой поверхности, причем вершина угла должна находиться на линии контакта трех фаз — линии смачивания. Обозначим твердую, жидкую и газообразную фазы индексами s , l и g соответственно и рассмотрим условие механического равновесия на линии смачивания: сумма всех сил должна быть равна нулю. Это приводит к уравнению Юнга (или Дюпре—Юнга):

$$\cos \theta = \frac{\sigma_{sg} - \sigma_{sl}}{\sigma_{lg}}. \quad (2.6.5)$$

Иногда при описании смачивания используют *коэффициент смачивания*

$$k_w = \frac{\sigma_{sg} - \sigma_{sl}}{\sigma_{lg}},$$

который принимает значения от -1 до 1 (оба эти значения соответствуют полному смачиванию).

Когда третья фаза вводится в систему, состоящую из твердой и жидкой фаз, смачивание называется избирательным. В этом случае уравнение Юнга принимает вид

$$\cos \theta = \frac{\sigma_{sl_2} - \sigma_{sl_1}}{\sigma_{l_1 l_2}}, \quad (2.6.6)$$

где индексы l_1 и l_2 относятся к введенной и исходной жидким фазам соответственно.

Уравнение Юнга для капли, помещенной на границу другой жидкой фазы с воздухом, при условии ограниченной взаимной растворимости жидкостей получается из рассмотрения баланса сил на линии смачивания и имеет вид

$$\sigma_{l_2g} \cos \theta_{l_2g} = \sigma_{l_1g} \cos \theta_{l_1g} + \sigma_{l_1l_2} \cos \theta_{l_1l_2}. \quad (2.6.7)$$

Растекание жидкой фазы по поверхности твердой или жидкой фазы происходит, когда правые части уравнений Юнга (2.6.5) или (2.6.6) по модулю больше единицы, т. е. растекание соответствует случаю, когда $k > 1$. В (2.6.7) при растекании все углы равны нулю, а $\sigma_{l_2g} > \sigma_{l_1g} + \sigma_{l_1l_2}$. Тогда не существует равновесного состояния границы между двумя фазами и внесенная жидкая фаза покрывает подлежащую поверхность плоским слоем макроскопической толщины, иногда называемым смачивающей пленкой. Примером может служить растекание капли воды по поверхности чистого стекла.

В качестве характеристики смачивающей способности вещества используют *коэффициент растекания (натяжение растекания) s*:

$$s = \sigma_{sg} - \sigma_{sl} - \sigma_{lg},$$

$$s = \sigma_{l_2g} - \sigma_{l_1g} - \sigma_{l_1l_2},$$

имеющий положительное значение в случае растекания. Ленгмюр показал, что чем больше капля на границе раздела фаз, тем более плоскую форму она имеет. При отсутствии растекания $s < 0$, а максимальная толщина линзы (h_{\max}), образуемой каплей на поверхности жидкой фазы, может быть оценена (без учета линейного натяжения по кромке линзы) по формуле

$$h_{\max} = \sqrt{\frac{2s\rho_{l_2}}{g\rho_{l_1}(\rho_{l_2} - \rho_{l_1})}}. \quad (2.6.8)$$

Явления смачивания и растекания играют большую роль в формировании нефтяных пятен на поверхности океана при разливах нефти в результате аварий. Сразу после разлива нефти на границе раздела нефть — вода концентрируются различные содержащиеся в нефти продукты окисления и другие поверхностно-активные вещества (ПАВ), в результате чего s имеет большое положительное значение, соответствующее растеканию. Поверхность пятна быстро увеличивается, часть ПАВ растворяется в воде, и их концентрация в пятне снижается, поэтому через некоторое время s становится отрицательным и растекание прекращается. Кроме того, испарение легких фракций приводит к значительному увеличению вязкости

нефти в пятне. Толщина слоя нефти будет отличаться от вычисленной по (2.6.8), поскольку условия на поверхности океана не соответствуют термодинамическому равновесию. Пятно на спокойной поверхности не обязательно будет иметь форму круга, но линия смачивания будет гладкой. Размеры пятна зависят от многих факторов и могут достигать многих километров в длину и ширину.

Молекулы, находящиеся на линии смачивания, отличаются по энергии от других молекул на поверхностях разрыва фаз, что приводит к возникновению сил *линейного натяжения* и избыточной удельной свободной энергии натяжения γ . Силы линейного натяжения действуют вдоль линии натяжения и соответствуют наличию двумерного давления \bar{P} , величина которого обратно пропорциональна радиусу кривизны r линии смачивания:

$$\bar{P} = \frac{\gamma}{r}.$$

Наличие этого давления приводит к тому, что в равновесном состоянии линия смачивания имеет форму окружности. Линейное натяжение обычно не превышает 10^{-9} Н, поэтому существенно лишь для малых r : для малых капель равновесный краевой угол будет отличаться от вычисленного по уравнению Юнга.

Расклинивающее давление

Тонкие жидкие пленки могут образовываться не только на границе раздела конденсированной и газовой фаз, но и между двумя конденсированными фазами: между твердыми частицами, между капельками жидкости в эмульсиях, между газовыми ячейками в пенах. Свойства пленок с толщиной $h > 2\lambda$ (толстые пленки) определяются объемной фазой и двумя поверхностными слоями и не отличаются от свойств обычных объемных систем. В тонких пленках (при $h < 2\lambda$) объемная фаза отсутствует, а поверхности разрыва фаз перекрываются, что приводит к возникновению особых сил, названных Б. В. Дерягиным *расклинивающим давлением* (Π). Это избыточное давление в тонкой пленке по сравнению с гидростатическим давлением в объемной фазе (P): $\Pi = P_f - P$, где P_f — давление в пленке.

Рассмотрим плоскопараллельную пленку жидкости между двумя твердыми фазами (края пленки контактируют с объемной жидкой фазой). При $h > 2\lambda$ поверхностная удельная свободная энергия пленки $F_f = 2\sigma$. Ее часто называют просто натяжением пленки и обозначают σ_f . При квазистатическом сближении на dh твердых фаз при $h < 2\lambda$ надо совершить до-

полнительную работу dW , связанную с перекрыванием поверхностей разрыва фаз: $dW = -\Pi dh$, где $\Pi(h)$ — расклинивающее давление. Натяжение пленки при этом изменится: $\sigma_f = 2\sigma + \Delta\sigma_f(h)$.

Поэтому расклинивающее давление равно

$$\Pi = -\frac{d\sigma_f}{dh} = -\frac{d\Delta\sigma_f}{dh},$$

откуда для избытка удельной поверхностной свободной энергии тонкой пленки имеем:

$$\Delta\sigma_f(h) = -\int_{\infty}^h \Pi dh.$$

Расклинивающее давление имеет разные составляющие. Молекулярная составляющая обусловлена силами межмолекулярного взаимодействия и обычно отрицательна, т. е. вызывает утончение пленки. Ионно-электростатическая составляющая возникает в растворах электролитов и обусловлена зарядами твердых фаз и распределением заряда и потенциала в перекрывающихся двойных электрических слоях.

Когезия и адгезия

Работу, необходимую для того чтобы в отсутствие внешних полей и сил разделить однородную фазу на две части с образованием двух новых межфазных поверхностей, называют *работой когезии*. Очевидно, что в расчете на единицу площади эта работа равна $W_c = 2\sigma$, где σ — поверхностное натяжение новой поверхности.

При таком же разделении двух разных однородных фаз (1 и 2) совершается *работа адгезии*. Очевидно, что в этом случае поверхность разрыва между двумя фазами заменяется двумя новыми, поэтому работа адгезии в расчете на единицу площади равна $W_a = \sigma_1 + \sigma_2 - \sigma_{12}$, где σ_{12} — поверхностное натяжение на исходной межфазной границе, а σ_1 и σ_2 — на новых границах фаз.

При рассмотрении сил взаимодействия между молекулами одной и разных фаз обычно выделяют неспецифические дисперсионные силы и все прочие силы, среди которых наиболее важны силы полярных взаимодействий. На межфазной границе из энергии взаимодействия молекул со своей фазой надо вычесть энергию межмолекулярного взаимодействия с другой фазой, имеющей характер дисперсионного взаимодействия. Эта энергия межфазного взаимодействия с хорошей точностью равна среднему геометрическому для дисперсионных взаимодействий внутри контак-

тирующих фаз. Поэтому для межфазного натяжения выполняется *уравнение Фохкса*:

$$\sigma_{12} = \sigma_1 + \sigma_2 - 2\sqrt{\sigma_{1d}\sigma_{2d}},$$

где σ_{1d} и σ_{2d} — дисперсионные составляющие поверхностного натяжения 1-й и 2-й фаз. Сравнив его с выражением для работы адгезии, получаем:

$$W_a = 2\sqrt{\sigma_{1d}\sigma_{2d}}.$$

Через работу адгезии можно с помощью (2.6.5) выразить краевой угол:

$$\cos \theta = \frac{W_a - \sigma_{lg}}{\sigma_{lg}}.$$

Движение жидкости в пористых телах

Пористые тела, такие как фильтровальная бумага, салфетки, губки, тряпки, песок и т. п., хорошо впитывают в себя воду, что обусловлено действием сил поверхностного натяжения. Моделью поры может служить тонкая цилиндрическая трубка — капилляр.

В сообщающихся сосудах, если один из них представляет собой капилляр, а другой — широкий сосуд, поверхностное натяжение приводит к несовпадению уровней жидкости. Разность уровней, или *высота капиллярного подъема* h жидкости, имеющей плотность ρ , обуславливает дополнительное гидростатическое давление ρgh , компенсирующее капиллярное давление (плотностью воздуха можно пренебречь) ΔP , которое в приближении сферического мениска радиуса R определяется уравнением Лапласа. Если θ — краевой угол, то

$$h = \frac{2\sigma}{\rho g} \cdot \frac{1}{R} = \frac{2\sigma}{\rho g} \cdot \frac{\cos \theta}{r} = l_c^2 \frac{\cos \theta}{r},$$

где $r = R \cos \theta$ — радиус капилляра, $l_c^2 = 2\sigma/(\rho g)$ — *капиллярная постоянная* (l_c — капиллярная длина).

Максимальная скорость ламинарного течения (u_{\max}) жидкости с вязкостью η по оси капилляра радиусом r и длиной l прямо пропорциональна перепаду давления ΔP на его концах (*закон Стокса*): $u_{\max} = r^2 \Delta P / (4\eta l)$. Средняя по сечению скорость течения u вдвое меньше. Для описания течения удобнее использовать расход (Q) жидкости, равный произведению средней скорости на площадь сечения (A) капилляра, определяемый *законом Пуазейля*:

$$Q = uA = \pi r^4 \Delta P / (8\eta l).$$

Переход от ламинарного к турбулентному течению происходит при превышении числом Рейнольдса ($Re = ud\rho/\eta$, d — диаметр трубки) критического значения (~ 2300).

При течении в пористом теле, представляющем собой совокупность извитых капилляров различных диаметров, переход от ламинарного течения к турбулентному происходит плавно. При этом из-за извилистости и шероховатости капилляров критическое число Рейнольдса значительно меньше, чем в гладком капилляре, и обычно находится в диапазоне от 10 до 30. Особенно большие отклонения от закона Стокса наблюдаются в микропористых телах. В связи с этим для описания течения жидкости или газа в пористых телах используют закон Дарси для плотности потока жидкости: $j_v = \frac{Q}{A} = \frac{k}{\eta} \left(\frac{\partial P}{\partial l} \right)$, где k — коэффициент проницаемости пористого тела. Закон Дарси выполняется только для ламинарных течений (обычно при $Re < 1$).

Пористость тела (Π), т. е. отношение суммарного объема пор к полному объему тела, может быть определена по истинной (ρ_0) и кажущейся (ρ) плотности тела: $\Pi = 1 - \rho/\rho_0$. Введя коэффициент извилистости δ ($1 < \delta < 1,5$) и считая, что суммарная площадь сечения пор равна Π/δ , для потока можно записать: $j_v = j_0 \Pi/\delta$, где j_0 — плотность потока в одном капилляре: $j_0 = r^2 \Delta P / (8\eta l)$. Считая, кроме того, что градиент давления в законе Дарси постоянен и равен $\Delta P/l$, получим для среднего радиуса пор выражение

$$r = \sqrt{\frac{8k\delta}{\Pi}}$$

Пористость и коэффициент проницаемости определяют экспериментально, а δ задают, исходя из дополнительных соображений. Вычисленный таким образом средний радиус пор обычно меньше реального, что связано с наличием в пористом теле тупиковых и полностью закрытых пор.

Адсорбция

Адсорбцией называется явление самопроизвольного концентрирования вещества в поверхностном слое. При этом концентрирующееся вещество называется адсорбатом, а фаза, на границе с которой происходит концентрирование вещества из другой фазы, — адсорбентом. Особенно велика адсорбция поверхностно-активных веществ. Поверхностная активность — не индивидуальное свойство вещества, она зависит от свойств конкретной гетерогенной системы, в которой наблюдается адсорбция.

Важнейшую роль в природе и в промышленности играет адсорбция на поверхности водных растворов. Поверхностное натяжение водного

раствора зависит от концентрации растворенного вещества. Одним из наиболее часто используемых уравнений, описывающих эту зависимость, является уравнение Шишковского:

$$\pi = b \ln(1 + Ac), \quad (2.6.9)$$

где π — поверхностное давление, c — концентрация раствора, A — параметр адсорбции индивидуального вещества, b — параметр, постоянный для данного гомологического ряда веществ (спирты, предельные углеводороды и т. п.)

Г. Дюкло экспериментально установил, что в гомологическом ряду уменьшение σ растет с увеличением длины углеродной цепи. П. Траубе показал, что арифметическая прогрессия в длине цепи соответствует геометрической прогрессии в увеличении σ . Для последовательных членов гомологического ряда выполняется соотношение

$$\left(\frac{\pi_{n+1}}{\pi_n} \right)_{c \rightarrow 0} = A,$$

называемое *правилом Дюкло—Траубе*. В этом соотношении A — параметр уравнения Шишковского, причем $3 \leq b \leq 3,5$. При $c \rightarrow 0$ (2.6.9) упрощается: $\pi = bAc$, поэтому в пределах одного гомологического ряда $3 \leq A_{n+1}/A_n \leq 3,5$.

Термодинамическое описание адсорбции удобнее всего провести, используя метод разделяющей поверхности Гиббса.

Изотерма адсорбции Гиббса

Взаимосвязь между адсорбцией и поверхностным натяжением в изотермических условиях называется *изотермой адсорбции*. Из уравнения Гиббса—Дюгема (2.6.4) при постоянных T и P следует:

$$Ad\sigma = -\sum_i n_i d\mu_i.$$

В этом уравнении в правой части n_i — количество i -го вещества, формально отнесенное к разделяющей поверхности. Обозначив $\Gamma_i = n_i/A$, получим *изотерму адсорбции Гиббса* в виде

$$d\sigma = -\sum_i \Gamma_i d\mu_i, \quad (2.6.10)$$

где Γ_i — *удельная адсорбция* i -го компонента.

Разделяющую поверхность можно выбрать так, чтобы концентрации любого выбранного компонента вблизи поверхности разрыва были одина-

ковы по обе стороны разделяющей поверхности. Обычно ее выбирают так, чтобы поверхностный избыток растворителя был равен нулю.

Из (2.6.10) следует, что

$$\Gamma_i = - \left(\frac{\partial \sigma}{\partial \mu_i} \right)_{T,P}$$

Поскольку $\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln a_i$ и для разбавленных растворов $a_i \approx c_i$, то

$$\Gamma_i = - \frac{c_i}{RT} \left(\frac{\partial \sigma}{\partial c_i} \right)_{T,P,c_{j \neq i}} \quad (2.6.11)$$

Полученное соотношение обычно называется *изотермой адсорбции Гиббса*.

Если воспользоваться уравнением Шишковского, то в двухфазной двухкомпонентной системе

$$\Gamma = \frac{b}{RT} \cdot \frac{Ac}{1+Ac} \quad (2.6.12)$$

При $c \rightarrow \infty$ $\Gamma = \Gamma_\infty = \frac{b}{RT}$. Тогда $Ac+1 = \Gamma_\infty / (\Gamma_\infty - \Gamma)$ и из уравнения Шишковского получаем: $\pi = -\Gamma_\infty RT \ln(1 - \Gamma/\Gamma_\infty)$. На 1 моль адсорбированных молекул на поверхности приходится площадь $\bar{A} = 1/\Gamma$. Обозначим $\bar{A}_\infty = 1/\Gamma_\infty$, тогда $\pi = -\frac{RT}{\bar{A}_\infty} \ln(1 - \bar{A}_\infty/\bar{A}) \approx RT/\bar{A}$. Таким образом, мы получили уравнение состояния адсорбционного слоя: $\pi \bar{A} = RT$.

Изотерма адсорбции Ленгмюра

И. Ленгмюр предложил простейшую модель адсорбции на межфазной поверхности твердое тело — газ. Из-за простоты и общности предположений эта модель пригодна для описания довольно широкого класса объектов.

Основные предположения модели состоят в следующем.

1. Число центров связывания на твердой поверхности постоянно.
2. Связывание адсорбата происходит независимо от заполнения центров связывания на поверхности адсорбента.
3. Центр связывания может связать только одну молекулу адсорбата.

В равновесии скорости адсорбции и десорбции, т. е. обратного адсорбции процесса, равны. Из основного постулата химической кинети-

ки следует, что скорость адсорбции (v_a) может быть записана в виде $v_a = k_a(1-\mathcal{G})P$, где v_a — скорость адсорбции, k_a — константа скорости, \mathcal{G} — доля занятых центров адсорбции, P — давление насыщенного пара адсорбата.

Очевидно, что $\mathcal{G} = \Gamma/\Gamma_{\max} = \Gamma/\Gamma_{\infty}$, где Γ_{\max} — емкость адсорбента, т. е. максимальное число мест связывания на единицу площади. Скорость десорбции (v_d) равна $v_d = k_d\mathcal{G}\Gamma_{\max}$, где k_d — константа скорости десорбции. Из равенства $v_a = v_d$ следует, что

$$\mathcal{G} = \frac{k_a P}{k_d \Gamma_{\max} + k_a P} = \frac{A' P}{1 + A' P},$$

где $A' = k_a/(k_d \Gamma_{\max})$ — адсорбционная активность.

При адсорбции из раствора с концентрацией растворенного вещества c изотерма Ленгмюра имеет вид

$$\mathcal{G} = c/(\alpha + c),$$

где $\alpha = 1/A$. Это уравнение совпадает по форме с уравнением (2.6.12). Из уравнения (2.6.12) при $Ac \ll 1$ следует, что $\Gamma = \Gamma_{\max} Ac$. При высокой поверхностной активности вещества адсорбция равна количеству вещества в поверхностном слое единичной площади, тогда $\Gamma = c_s \delta$, где c_s — концентрация в поверхностном слое, δ — толщина поверхностного слоя. Следовательно, $\Gamma_{\max} Ac = c_s \delta$, т. е.

$$\frac{c_s}{c} = \frac{A \Gamma_{\max}}{\delta} = K_a, \quad (2.6.13)$$

где K_a — константа. Таким образом, при $Ac \ll 1$ равновесие поверхностного слоя и объемной фазы описывается обычным законом Генри. Это приближение идеальной системы.

В более общем случае для адсорбата должно выполняться условие равенства химических потенциалов:

$$\mu_0 + RT \ln c = \mu_{0s} + RT \ln c_s,$$

где индекс s означает поверхностный слой. Отсюда следует:

$$RT \ln \frac{c_s}{c} = \mu_0 - \mu_{0s} = W_a = -\Phi N_A,$$

где W_a — работа адсорбции (работа системы по перемещению 1 моля вещества из объемной фазы на поверхность), Φ — так называемый адсорб-

ционный потенциал ПАВ. Подставив в данное уравнение выражение (2.6.13), получим:

$$W_a = RT \ln \frac{A\Gamma_{\max}}{\delta} = RT \left(\ln A + \ln \frac{\Gamma_{\max}}{\delta} \right).$$

Растворимость и адсорбция ПАВ изменяются при вариации длин молекул, но свойства адсорбционных слоев от длин молекул не зависят. Если уравнение Шишковского переписать с использованием Γ и Γ_{\max} , то получим уравнение Ван-Лаара:

$$\pi = RT\Gamma_{\max} \ln \left(\frac{\Gamma_{\max}}{\Gamma_{\max} - \Gamma} \right).$$

При уменьшении площади поверхности a_m , приходящейся на одну молекулу адсорбата, до критического значения $a_c = 1/\Gamma_{\infty}$ происходит коллапс монослоя адсорбата, при котором уже не выполняется условие, что количество молекул на поверхности не превышает числа центров связывания.

В более общих предположениях центры связывания могут быть неидентичны. В модели Темкина распределение центров связывания по энергиям линейное, в модели Зельдовича — экспоненциальное. В последнем случае Зельдович получил изотерму адсорбции, известную как эмпирическая изотерма Фрейндлиха: $\Gamma = \beta P^{1/n}$, где $3 \leq n \leq 5$, β — константа.

В модели Брунауэра—Эммета—Теллера предполагается, что возможна многослойная адсорбция, теплота адсорбции постоянна и равна теплоте конденсации и каждый слой формируется по модели Ленгмюра.

Свободнодисперсные системы

Поверхностные явления существенны в системах, в которых количество молекул в поверхностных слоях сравнимо или больше числа молекул в объемной фазе. К таким системам относятся *дисперсные системы* — гетерогенные системы, в которых одна из фаз представлена малыми (до 10 мкм) частицами.

Разновидности дисперсных систем

Дисперсные системы классифицируют по различным признакам: по размеру частиц (коллоиды, высокодисперсные и грубодисперсные), по распределению частиц по размерам (моно- и полидисперсные), по концентрации части дисперсной фазы (свободно- и связанодисперсные системы), по характеру взаимодействия частиц с дисперсионной средой (лиофильные и лиофобные).

Грубодисперсные системы неустойчивы, в них частицы быстро оседают. В коллоидных и высокодисперсных системах частицы остаются во взвешенном состоянии в течение долгого времени (до сих пор сохранились коллоидные растворы, приготовленные М. Фарадеем).

В лиофильных системах взаимодействие частиц с дисперсионной средой велико, межфазная поверхностная энергия мала ($< 10^{-2}$ мДж·м⁻²). К ним, например, относятся мицеллярные растворы ПАВ. Лиофильные дисперсные системы образуются самопроизвольно.

В лиофобных системах, наоборот, взаимодействие частиц с дисперсионной средой мало, а межфазное натяжение относительно велико (10–100 Н·м⁻¹). К таким системам относятся, например, частицы малорастворимых солей в воде.

В свободнодисперсных системах концентрация частиц мала, они находятся в среднем на больших расстояниях друг от друга, поэтому ведут себя как независимые системы. В связнодисперсных системах частицы находятся в контакте друг с другом, образуют различные типы коллоидных структур, поэтому свойства связнодисперсных систем существенно отличаются от свойств свободнодисперсных систем.

Дисперсные системы с газовой дисперсионной средой независимо от агрегатного состояния вещества в дисперсной фазе называются *аэрозолями*. Аэрозоли окружают нас всюду: в природных условиях в 1 м³ даже самого чистого воздуха находится до 10⁸ частиц. К аэрозолям относятся, например, туман, пыль, дым, облака. Огромное количество аэрозоля образуется над поверхностью океана в результате процессов *капельного уноса* — срыва микрокапель ветром с поверхности воды, их образовании при разрушении пузырьков у морской поверхности и др. Такие аэрозольные частицы могут оставаться в атмосфере очень долго (несколько лет) и за это время могут облететь земной шар несколько раз.

Размер частиц аэрозолей снизу ограничен условием, чтобы частица вела себя не как молекула газа. Последние при столкновениях с твердыми телами в отсутствие адсорбции ведут себя как твердые тела. Столкновения частиц аэрозоля с твердыми телами не всегда упругие: частицы часто прилипают к поверхности. Поведение частицы определяется соотношением энергии взаимодействия молекул частицы друг с другом и с поверхностью и тепловой энергией. Необходимые условия выполняются, когда частица аэрозоля состоит примерно из 10 молекул.

При увеличении размеров частиц аэрозоля их поведение меняется, и крупные частицы при столкновениях с твердыми поверхностями могут снова вести себя как упругие тела. Это связано как с увеличением кинетической энергии частиц, так и с ослаблением сил адгезии из-за уменьшения удельной площади поверхности. Аэрозолем может считаться такая дисперсная система, в которой частицы движутся в основном с дисперсионной средой, т. е. с газом. В турбулентном потоке наблюдается переброс

частиц из одного завихрения в другое за счет сил инерции. Поэтому аэрозоль можно определить как дисперсную систему, в которой скорость движения частиц за счет перебросов не превышает скорости переноса средой. Для сферических частиц с плотностью 1 г/см^3 (капель воды) при умеренном ветре в приземном слое это условие выполняется при гидродинамических диаметрах 40–60 мкм.

Порошки можно считать осажденными твердыми аэрозолями. Их характерное свойство — текучесть. Частицы некоторых порошков, например активированного угля, пористые. Размеры частиц в песке составляют 0,02–2 мм, в пыли — 2–20 мкм, а в пудрах — еще меньше.

Суспензии — дисперсные системы, в которых дисперсионная среда жидкая, а дисперсная фаза твердая. Их можно называть взвесями порошков в жидкостях. В грубых суспензиях размер частиц превышает 100 мкм, в тонких составляет 0,5–100 мкм, в мутях — от 100 нм до 0,5 мкм. В золях (истинно коллоидных растворах) размер частиц менее 100 нм.

Пены — газовая дисперсная фаза в жидкой дисперсионной среде. В собственно пенах содержание газовой фазы составляет не менее 70 % по объему. Разбавленные пены называют *газовыми эмульсиями*. Важной характеристикой пены является ее кратность, которая равна отношению объема пены к объему жидкости в ней. В пенах газовые ячейки разделены пленками дисперсионной среды. Ячейки образуют контакты с другими ячейками, и их форма зависит от числа соседей. В среднем число границ равно 14. Ребра такого многогранника — заполненные дисперсионной средой *каналы Гиббса—Плато*. Ж. Плато показал, что в одном канале могут сходиться только три пленки, расположенные под углами в 120° . В высокократных пенах поверхность канала близка к цилиндрической.

Дисперсные системы с жидкой дисперсной фазой и жидкой дисперсионной средой называются *эмульсиями*. При этом различают два типа эмульсий: если более полярная жидкость образует дисперсионную среду, а менее полярная — дисперсную фазу, то эмульсия называется *прямой*. В противоположном случае эмульсия называется *обратной*. Лифобные эмульсии получают, как правило, диспергированием одной жидкости в другой в присутствии ПАВ.

Избыточная поверхностная энергия у дисперсных систем приводит к различным самопроизвольным процессам, характеризующим неустойчивость таких систем. В коллоидных и высокодисперсных системах эти процессы могут протекать очень медленно (сотни лет). Устойчивость систем существенно изменяется при добавлении новых компонентов в систему: устойчивые системы могут терять устойчивость, а неустойчивые — становиться относительно устойчивыми.

Устойчивость дисперсных систем

Агрегативная неустойчивость состоит в постепенном увеличении размеров частиц дисперсной фазы, т. е. в уменьшении поверхностной энергии дисперсной системы. Этот процесс может реализоваться двумя способами. Может происходить увеличение размеров за счет слияния частиц. Этот процесс называется *коалесценцией*. Удельная поверхностная энергия может уменьшаться и при слипании дисперсных частиц с образованием агрегатов, в которых частицы могут быть разделены тонкими пленками дисперсионной среды. Такой процесс называется *коагуляцией*.

Увеличение размеров частиц приводит к тому, что изменения потенциальной энергии при их перемещениях оказываются значительно больше тепловой энергии, поэтому тяжелые частицы оседают, а легкие всплывают (в жидкой среде). Это явление называют *седиментационной неустойчивостью*.

Движение частиц в дисперсионной среде определяется балансом сил тяжести, сопротивления и силы Архимеда. Сила, приводящая к седиментации (оседанию или всплыванию), равна

$$f_s = \frac{4}{3} \pi r^3 g \Delta \rho,$$

где $\Delta \rho$ — разность плотностей дисперсной фазы и дисперсионной среды, r — радиус частицы. При ламинарном обтекании ($Re < 1$), сила сопротивления движению частицы равна

- $f_v = 6\pi r \eta v$ — для сферических твердых частиц;
- $f_v = 2\pi r \eta v \frac{3\eta_d + 2\eta}{\eta_d + \eta}$ — для капель (η_d — их вязкость) — уравнение Адамара—Рыбчинского;
- $f_v = 4\pi r \eta v$ — для всплывающих пузырьков (в пене).

Для твердых частиц можно получить выражение для скорости оседания в виде

$$v = \frac{2}{9} \frac{gr^2}{\eta} \Delta \rho.$$

Распределение дисперсных частиц по высоте определяется седиментационно-диффузионным равновесием. Плотность потока седиментации равна

$$j_s = nv,$$

где v — скорость седиментации, n — концентрация частиц. Плотность диффузионного потока определяется первым законом Фика:

$$j_D = -D \frac{dn}{dx},$$

где D — коэффициент диффузии.

В стационарном состоянии потоки равны, поэтому

$$n = n_0 e^{\frac{Vg\Delta\rho}{kT}x},$$

где V — объем частицы, n_0 — концентрация частиц на нулевой высоте, x — высота.

Для аэрозолей, суспензий и эмульсий укрупнение частиц может быть обусловлено явлением *изотермической перегонки*. Это явление связано с тем, что избыточная поверхностная энергия приводит к увеличению химического потенциала малых частиц по сравнению с большими, поэтому возникает перенос вещества от малых частиц к большим. Это легко видеть на примере капель тумана:

$$\begin{aligned} \mu_w(P, T, n) &= \mu_w^0(T, n) + \int_{P^0}^P \frac{\partial \mu_w^0}{\partial P} dP = \mu_w^0(T, n) + \int_{P^0}^P \frac{\partial}{\partial P} \frac{\partial G_w^0}{\partial n} dP = \\ &= \mu_w^0(T, n) + \int_{P^0}^P \frac{\partial}{\partial n} \frac{\partial G_w^0}{\partial P} dP = \mu_w^0(T, n) + \int_{P^0}^P \frac{\partial V^0}{\partial n} dP = \mu_w^0(T, n) + \int_{P^0}^P \frac{\partial V^0}{\partial n} dP = \\ &= \mu_w^0(P^0, T, n) + \int_{P^0}^P v dP = \mu_w^0(P^0, T, n) + v(P - P^0) = \mu_w^0(P^0, T, n) + v \frac{2\sigma}{R}, \end{aligned}$$

где μ_w — химический потенциал воды, μ_w^0 — стандартный химический потенциал воды, G_w^0 — стандартная свободная энергия Гиббса для воды, P — давление внутри капли, P^0 — внешнее давление, R — радиус капли, σ — коэффициент поверхностного натяжения, V^0 — стандартный мольный объем воды, v — парциальный мольный объем, n — концентрация.

Коагуляция зольей, содержащих заряженные дисперсные частицы, происходит при добавлении к системе электролита (коагуляцию вызывает ион, имеющий заряд, противоположный по знаку заряду дисперсных частиц). При этом существует *порог коагуляции*, т. е. электролит должен присутствовать в концентрации, не меньшей некоторой критической концентрации, определяемой свойствами дисперсной фазы и электролита.

Для коагуляции необходимо столкновение по крайней мере двух дисперсных частиц. При таких столкновениях возможны два исхода: либо каждое столкновение ведет к слипанию частиц (*быстрая коагуляция*), либо слипание происходит не при каждом столкновении (*медленная коагуляция*).

При коагуляции концентрация дисперсных частиц уменьшается. Для быстрой коагуляции можно записать уравнение для скорости реакции второго порядка:

$$\frac{dn}{dt} = -k_c n^2,$$

где k_c — константа скорости коагуляции, n — концентрация всех частиц. Если t — время после начала коагуляции, то концентрация частиц равна

$$n = \frac{n_0}{1 + k_c n_0 t}.$$

В соответствии с теорией скоростей реакций константа скорости может быть записана в виде

$$k_c = 4\pi DR\kappa e^{-\frac{\Delta E_a}{RT}},$$

где D — коэффициент диффузии, R — расстояние минимально сближения частиц, κ — стерический коэффициент, учитывающий ориентацию частиц при столкновении, ΔE_a — энергия активации процесс слияния.

При быстрой коагуляции энергия активации равна нулю и слипание не зависит от взаимной ориентации частиц, поэтому константа скорости равна $k_c = 4\pi DR$.

Электрокинетические и электрокапиллярные явления

При адсорбции заряженных частиц избыток поверхностной энергии зависит от плотности заряда и скачка электрического потенциала на граничной поверхности. В этом случае в (2.6.10) вместо химического потенциала следует использовать электрохимический потенциал $\tilde{\mu}_i = \mu_i + z_i F \varphi$, где φ — электрический потенциал, F — число Фарадея, z_i — валентность иона. Работа заряджения межфазной поверхности соответствует уменьшению поверхностной энергии. Изменения электрохимического потенциала только за счет электрического поля — $d\tilde{\mu}_i = z_i F d\varphi$. Тогда из (2.6.10) имеем:

$$d\sigma = -\left(\sum_i \Gamma_i d\mu_i\right) - \left(\sum_i \Gamma_i z_i F\right) d\varphi = -\left(\sum_i \Gamma_i d\mu_i\right) - \rho_s d\varphi, \quad (2.6.14)$$

где ρ_s — поверхностная плотность заряда.

Полученное уравнение называется *уравнением Фрумкина*. Из него при условии, что изменение потенциала не приводит к изменению химических потенциалов компонентов ($d\mu_i = 0$), получается *первое уравнение Липпмана*:

$$\frac{d\sigma}{d\varphi} = -\rho_s.$$

Дифференцируя это соотношение, получим *второе уравнение Липпмана*:

$$\frac{d^2\sigma}{d\varphi^2} = -\frac{d\rho_s}{d\varphi} = -C_s,$$

где C_s — удельная дифференциальная емкость ДЭС на межфазной границе.

Часть ДЭС на границе системы твердая фаза — раствор, находящаяся в жидкой фазе, заряжена и подвижна, поэтому при наличии тангенциальной составляющей электрического поля возможно движение раствора вдоль поверхности раздела фаз — *электрокапиллярное течение*.

Из гидродинамического уравнения Эйлера в приближении несжимаемой жидкости в одномерном случае имеем:

$$\eta \frac{d^2u}{dx^2} = \rho(x)E,$$

где η — вязкость, u — скорость течения, ρ — объемная плотность заряда, E — напряженность электрического поля. Используя для плотности заряда уравнение Пуассона, получаем связь между потенциалом и скоростью течения:

$$\eta \frac{d^2u}{dx^2} = -\varepsilon\varepsilon_0 E \frac{d^2\varphi}{dx^2}.$$

Считая, что потенциал, напряженность и градиент скорости обращаются в нуль на достаточном удалении от межфазной границы, получим:

$$u(x) = -\frac{\varepsilon\varepsilon_0 E}{\eta} (\varphi(\delta_s) - \varphi(x)),$$

где δ_s — расстояние, на котором скорость обращается в нуль. Величина $\varphi(\delta_s) = \zeta$ называется *дзета-потенциалом*, или *электрокинетическим потенциалом*, и представляет собой потенциал плоскости скольжения при движении плоской поверхности раздела в растворе. Скорость

$$u(x) = -\frac{\varepsilon\varepsilon_0 E \zeta}{\eta}$$

представляет собой скорость электроосмотического скольжения вдали от поверхности твердого тела.

Явление, обратное электрокапиллярному течению, называется *электрофорезом* и состоит в движении коллоидных частиц в электрическом поле. Электрофорез сильно зависит от размеров частиц.

В сферической системе координат (r, θ, φ) с началом в центре сферической частицы поле скоростей имеет вид

$$u_r = U \cos \theta \left(1 - 2a \frac{R}{r} + 2b \frac{R^3}{r^3} \right), \quad u_\theta = U \cos \theta \left(1 - a \frac{R}{r} + b \frac{R^3}{r^3} \right),$$

где R — радиус частицы, U — скорость ее движения.

Считая, что размеры частицы много больше толщины ДЭС, для силы сопротивления имеем:

$$F_s = 8\pi a \eta R U.$$

Для стационарного движения жидкости выполняется уравнение Стокса:

$$\eta \Delta \mathbf{u} - \nabla P = 0.$$

Обозначив потенциалы внутри и вне частицы φ_i и φ_e соответственно, получим уравнения Пуассона в виде $\nabla^2 \varphi_i = 0$, $\nabla^2 \varphi_e = 0$. Для проводящей сферы в проводящей жидкости во внешнем поле с напряженностью \mathbf{E} выражения для потенциалов имеют вид (Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. Электродинамика сплошных сред. 4-е изд., стереот. // Теоретическая физика: Учеб. пособ. для вузов. В 10 т. Т. VIII. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2005. 656 с.):

$$\varphi_e = \frac{\gamma_e - \gamma_i}{2\gamma_e + \gamma_i} R^3 \frac{(\mathbf{E} \cdot \mathbf{r})}{r^3} - (\mathbf{E} \cdot \mathbf{r}) + \varphi_0,$$

$$\varphi_i = -\frac{3\gamma_e}{2\gamma_e + \gamma_i} (\mathbf{E} \cdot \mathbf{r}) + \varphi_0,$$

где γ_e и γ_i — проводимости раствора и частицы, φ_0 — потенциал в центре частицы. Граничные условия можно взять в виде

$$u_r|_{r=R} = 0, \quad u_\theta|_{r=R} = -\frac{\varepsilon \varepsilon_0 E_\theta \zeta}{\eta} = -\frac{\varepsilon \varepsilon_0 \zeta}{\eta} \frac{3\gamma_e}{2\gamma_e + \gamma_i}.$$

Сумма сил, действующих на частицу, должна быть равна нулю. Тогда решение имеет вид

$$\mathbf{U}_{ef} = \frac{\varepsilon \varepsilon_0 \zeta}{\eta} \frac{2\gamma_e}{2\gamma_e + \gamma_i} \mathbf{E}.$$

Очевидно, при $\gamma_i \gg \gamma_e$ скорость электрофореза стремится к нулю.

Для частиц, размеры которых гораздо меньше толщины ДЭС, скорость электрофореза не зависит от проводимости среды и свойств частиц и описывается уравнением:

$$U_{ef} = \frac{2\varepsilon\varepsilon_0\zeta}{\eta} E.$$

Для частиц промежуточных размеров расчеты становятся гораздо сложнее.

2.7. Основы термодинамики необратимых процессов

Классическая термодинамика рассматривает макроскопические системы в состоянии равновесия или же возможные переходы между равновесными состояниями системы. В этом смысле равновесная термодинамика является термостатикой — наукой о возможностях и результатах преобразования энергии, которая не рассматривает траектории движения системы.

Термодинамика дает полное количественное описание обратимых (квазистатических) процессов, а для необратимых процессов устанавливает лишь определенные неравенства границы и указывает направление их протекания. *Линейная термодинамика неравновесных (необратимых) процессов* изучает ход процессов в состояниях, незначительно отличающихся от равновесных. Условием же самоорганизации в системах является их удаленность от состояния равновесия.

Общее свойство всех необратимых процессов: эти процессы протекают в термодинамически неравновесной системе, и в результате этих процессов замкнутая система приближается к состоянию термодинамического равновесия.

В соответствии со вторым началом термодинамики при переходе изолированной системы из одного состояния в другое энтропия системы либо увеличивается, либо остается неизменной, т. е. при прохождении каких-либо процессов в изолированной системе энтропия не убывает. В неизоллированных системах энтропия может и возрастать, и убывать, и оставаться неизменной. В изолированной системе энтропия может оставаться неизменной лишь в случае обратимых процессов. При необратимых процессах она возрастает. Скорость изменения энтропии $\sigma = dS/dt$ называется *производством энтропии*.

И. Р. Пригожин (бельгийский физик, род. в 1917 г. в Москве, Нобелевская премия по химии 1977 г.) в 1947 г. сформулировал одну из важнейших теорем термодинамики неравновесных процессов:

При внешних условиях, препятствующих достижению равновесия системой, стационарному состоянию соответствует минимум производства энтропии. Если таких препятствий нет, производство энтропии достигает своего абсолютного минимума — нуля.

Заметим, что утверждение справедливо только для стационарных условий.

Если в изолированной системе энтропия возрастает и стремится к своему максимальному равновесному значению, а производство энтропии — к нулю, то в открытых системах ситуация существенно изменяется. Среди возможных состояний открытой системы важнейшую роль играют стационарные состояния. *Стационарное состояние* в общем случае характеризуется существующими для системы величинами, не изменяющимися со временем, но зависящими от пространственных координат (простейшим примером стационарной системы может служить поток вязкой жидкости в трубе).

Суть подхода к описанию неравновесных систем состоит в представлении полного изменения энтропии dS в виде суммы

$$dS = d_i S + d_e S, \quad (2.7.1)$$

где $d_i S$ — изменение, обусловленное процессами внутри системы, а $d_e S$ — изменение за счет обмена веществом и энергией с внешней средой. Это позволяет рассчитывать баланс вещества и энергии в различных слабо неравновесных физико-химических системах.

Общий вид уравнения баланса

Пусть A — экстенсивное свойство системы, а $a = dA/dV$ — его объемная плотность. Выделим малую подсистему с объемом V и площадью поверхности S . Поток A через элемент поверхности dS обозначим \mathbf{J}_A , производство A внутри подсистемы — P_A . Тогда для скорости изменения A в объеме V имеем очевидное соотношение:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V a \, dV = \int_V P_A \, dV - \oint_S (\mathbf{J}_A \cdot d\mathbf{S}).$$

Применив теорему Остроградского, это уравнение можно записать в виде

$$\int_V \left(\frac{\partial a}{\partial t} - P_A + \operatorname{div} \mathbf{J}_A \right) dV = 0,$$

откуда в силу произвольности выбора подсистемы следует, что

$$\frac{\partial a}{\partial t} + \operatorname{div} \mathbf{J}_A = P_A. \quad (2.7.2)$$

Изменения массы, энергии и энтропии открытой системы

В открытой системе изменение массы можно также представить в виде $dm = d_i m + d_e m$, с прежним смыслом обозначений. Изменение масс компонентов системы за счет внутренних процессов возможно, если в системе проходят химические реакции. Обозначив через r номер реакции, можно записать в соответствии с (2.2.1а):

$$d_i n_j = \sum_r \nu_{jr} d\xi_r, \quad (2.7.3)$$

где ν_{jr} — стехиометрический коэффициент j -го компонента в r -й реакции. В закрытой системе $\sum_j \nu_{jr} M_j = 0$, поэтому

$$dm = \sum_j d_e m_j, \quad (2.7.4)$$

где m_j — масса j -го компонента.

Рассмотрение баланса энергии на основе первого закона термодинамики с учетом потоков вещества через границу системы приводит к общему соотношению для изменений количества теплоты в двух подсистемах (1-й и 2-й) в виде

$$\dot{q}_1 Q_1 + \dot{q}_2 Q_2 = 0.$$

Если в изолированной системе 1 выделить любую закрытую подсистему 2, то всегда $d_i S_1 = d_i S_{11} + d_i S_2$, где $d_i S_{11}$ — изменение энтропии системы 1 без учета подсистемы 2. Для каждого члена правой части этого равенства можно записать выражение типа (2.7.1), однако не существует физических процессов таких, чтобы $d_i S_{11} > 0$, $d_i S_2 < 0$, но одновременно $d_i S_1 > 0$. Это *локальная формулировка второго закона термодинамики* для неравновесных систем.

Химическое сродство. Производство энтропии

Для квазиравновесного процесса в *закрытой системе* при постоянных T и P можно записать: $dG = \sum_j \mu_j dn_j$. Подставив сюда (2.7.3) и изменив порядок суммирования, получим: $dG = -\sum_r A_r d\xi_r$, где r — номер реакции и

$$A_r = -\sum_j \mu_j \nu_{jr} \quad (2.7.5)$$

— химическое сродство. Из основного термодинамического тождества $TdS = dE + PdV - \sum_j \mu_j dn_j$ получаем, что

$$dS = \frac{\delta Q}{T} + \sum_r \frac{A_r}{T} d\xi_r. \quad (2.7.6)$$

В этом уравнении первый член в правой части соответствует теплообмену с окружением, поэтому $d_e S = \delta Q/T$, а второй член обусловлен самопроизвольными (необратимыми) химическими реакциями в закрытой системе, т. е. соответствует $d_i S$.

В открытой системе изменение энтропии должно быть записано в виде

$$dS = d_e S + d_i S = \left(\frac{\delta_e Q}{T} - \sum_j \frac{\mu_j}{T} dn_j \right) + \left(\sum_r \frac{A_r}{T} d\xi_r \right), \quad (2.7.7)$$

где первый член в правой части соответствует $d_e S$, а второй — $d_i S$.

В общем случае (см. раздел 2.1)

$$dS = \frac{\delta Q}{T} + \sum_k \left(\frac{\langle F_k \rangle - F_k}{T} \right) dx_k,$$

где F_k — обобщенные силы, а x_k — сопряженные с ними обобщенные термодинамические координаты. При постоянстве интенсивных величин отсюда следует следующее выражение для скорости изменения энтропии:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = \frac{1}{T} \frac{\delta Q}{dt} + \sum_k \left(\frac{\langle F_k \rangle - F_k}{T} \right) \frac{dx_k}{dt}. \quad (2.7.8)$$

Сравнивая (2.7.7) и (2.7.8), можно заключить, что величина производства энтропии внутри системы (σ) всегда имеет вид

$$\sigma = \frac{dS}{dt} = \sum_k X_k J_k, \quad (2.7.9)$$

где X_k — общепринятое обозначение обобщенных термодинамических сил, а J_k — обобщенных скоростей (термодинамических потоков). Поскольку выбор сил и потоков в значительной мере произволен, а производство энтропии не должно зависеть от этого выбора, то при переходе от набора (X_k, J_k) к (X'_k, J'_k) имеем: $\sum_k X_k J_k = \sum_k X'_k J'_k$.

Линейное приближение в неравновесной термодинамике

В равновесном состоянии $X_k=0$ и $J_k=0$. В общем случае поток какой-либо величины зависит от всех обобщенных сил. Однако при небольших отклонениях от равновесия можно ограничиться линейным приближением к этой зависимости:

$$J_k = \sum_j L_{kj} X_j, \quad (2.7.10)$$

где L_{kj} — так называемые *феноменологические коэффициенты*. При этом коэффициенты с совпадающими индексами соответствуют «чистым» процессам, таким как диффузия, электропроводность, теплопроводность и т. п., а остальные коэффициенты соответствуют взаимному влиянию процессов друг на друга — взаимодействию потоков.

В условиях, когда справедливо линейное приближение, производство энтропии с учетом (2.7.9) и (2.7.10) может быть записано в виде

$$\sigma = \sum_{jk} L_{jk} X_j X_k. \quad (2.7.11)$$

Поскольку производство энтропии неотрицательно, для случая двух сил и потоков имеем:

$$\sigma = X_1 J_1 + X_2 J_2 = L_{11} X_1^2 + (L_{12} + L_{21}) X_1 X_2 + L_{22} X_2^2 \geq 0.$$

Из критерия положительной определенности билинейной формы получаем ограничения на коэффициенты: $L_{11} > 0$, $L_{22} > 0$, $(L_{12} + L_{21})^2 < 4L_{11}L_{22}$, что соответствует опыту: «собственные» коэффициенты всегда положительны, а коэффициенты «взаимодействия» могут быть и отрицательными.

Рассмотрение стационарных состояний, приводящее к теореме Пригожина, показывает, что необратимые процессы, происходящие в закрытой системе, вызывают уменьшение производства энтропии. Следовательно, состояние с минимумом производства энтропии устойчиво: система не может выйти из него за счет самопроизвольного (необратимого) процесса.

Соотношение взаимности Онсагера и принцип Кюри

Рассмотрение флуктуаций параметров системы как стационарного случайного процесса приводит к формулировке еще одной важной теоремы термодинамики неравновесных процессов — соотношения взаимности Онсагера:

В случае, когда отсутствует вращение системы как целого или нет магнитного поля, матрица кинетических коэффициентов в линейных законах симметрична — перекрестные влияния обобщенных термодинамических сил на потоки одинаковы:

$$L_{ik} = L_{ki}. \quad (2.7.12)$$

В случае, когда на систему действует внешнее магнитное поле H или система вращается с угловой скоростью ω ,

$$L_{ik}(H) = L_{ki}(-H), \quad L_{ik}(\omega) = L_{ki}(-\omega). \quad (2.7.12a)$$

Таким образом, приведенные соотношения симметрии (соотношения взаимности) устанавливают связь между кинетическим коэффициентом при так называемых перекрестных процессах (например, между коэффициентом термодиффузии и коэффициентом Дюфура эффекта, обратного термодиффузии). В отсутствие магнитного поля и вращения эти коэффициенты равны между собой, в частности равны кинетическому коэффициенту для перекрестных химических реакций.

Поясним, о каких взаимосвязанных перекрестных процессах идет речь. Термодиффузионное сопряжение включает два явления:

- градиент температуры может вызывать поток вещества в многокомпонентных системах — термодиффузия, или *эффект Соре*;
- градиент концентрации может вызывать поток теплоты — диффузионный термоэффект, или *эффект Дюфура*.

Термоэлектрические явления:

- при нагревании места спая двух металлических проводников на их концах появляется разность электрических потенциалов (термопара) — *эффект Зеебека*;
- выделение или поглощение теплоты в проводнике с током, вдоль которого имеется градиент температуры, происходящее помимо выделения джоулевой теплоты, — *эффект Томсона*;
- в изотермических условиях при фиксированном значении разности электрических потенциалов на концах термопары в месте спая проводников выделяется либо поглощается теплота — *эффект Пельтье*.

Во всех случаях термоэлектрические явления связаны с нарушением теплового равновесия в потоке носителей электрического тока.

Примером биологических систем, для которых адекватно использование онсагеровского подхода, служат транспортные системы клеточных мембран. Это ионный транспорт в градиенте электрохимического потенциала в ионных каналах; это и сопряженный мембранный транспорт ионов и органических молекул: однонаправленный — симпорт, встречный перенос — антипорт.

В рамках онсагеровского приближения мы рассматриваем перекрестные линейные соотношения между потоками вещества и энергии в системах, незначительно удаленных от состояния равновесия, и величинами обобщенных вызывающих их термодинамических сил. Вместе с тем неравновесные процессы подразделяются на скалярные (химические реакции, структурная релаксация, объемная вязкость), векторные (диффузия, теплопроводность, электрический ток), тензорные (вязкие сдвиговые течения, тепло- и электропроводность неоднородных сред).

Напомним, что тензор — это математический объект, имеющий определенную систему компонент в каждой рассматриваемой системе координат, причем при преобразовании координат его компоненты преобразуются по вполне определенному (для данного случая) закону. Тензор нулевого ранга — скаляр, тензор первого ранга — вектор, тензор второго ранга (то, что обычно называют тензором) — квадратная матрица из 9 компонентов для трехмерного описания анизотропных сред. Изотропные (скалярные) системы обладают высшей степенью симметрии. Скаляр (масса, температура, заряд) во всех координатных системах остается скаляром. Примеры векторов: скорость, сила, напряженность электрического поля.

Нелинейность систем, удаленных от состояния термодинамического равновесия, проявляется не только в особенностях развития таких систем во времени, но и в особенностях эволюции их пространственной структуры. В соответствии с принципом симметрии Кюри—Пригожина симметрия и асимметрия выступают как проявления самоорганизации.

Принцип симметрии Кюри—Пригожина: в линейной области необратимые процессы сопрягаются в соответствии со своим тензорным рангом: скалярный (изотропный) процесс сопрягается только со скалярным, векторный — с векторным. Внешние воздействия, вызывающие различные явления в макроскопической системе, не могут обладать более высокой симметрией, чем порождаемый ими процесс. Изотропный процесс (например, экзотермическая химическая реакция в гомогенной среде) не может вызвать направленного переноса теплоты или каких-либо компонентов среды. Другими словами, не все процессы в линейной области могут сопрягаться.

Но в нелинейной области этот принцип неприменим. В нелинейной области может произойти «потеря симметрии» или самопроизвольное возникновение пространственных структур, имеющих выделенные направления, в исходно однородной среде, т. е. допустимо сопряжение процессов разного ранга (более подробно понятие «симметрия» рассмотрено в главе 4).

Так происходит:

- в двигателе внутреннего сгорания, когда изотропная по своей природе реакция окисления (сгорания) бензина преобразуется, благодаря кон-

струкции мотора, имеющего выделенные степени свободы (направления движения деталей), в векторное движение автомобиля;

- в случае активного транспорта ионов в клеточных мембранах, осуществляемого ионными насосами за счет сопряжения скалярной химической энергодонорной реакции гидролиза АТФ и векторного энергоакцепторного переноса ионов. Здесь нелинейность появляется за счет ориентированности компонентов реакции в белковой молекулярной машине, формирующей выделенные степени свободы.

Электрокинетические явления

Электрокинетические явления наблюдаются в закрытой изотермической системе, состоящей из двух подсистем (1 и 2), отличающихся только давлением и электрическим потенциалом и разделенных пористой перегородкой (мембраной). При наличии электростатического поля вместо сродства реакции A используется электрохимическое сродство $\tilde{A}_r = -\sum_j \nu_{jr} \tilde{\mu}_j$,

где $\tilde{\mu}_j$ — электрохимический потенциал j -го компонента (см. 2.5.27). Для приращения энтропии внутри системы имеем:

$$d_i S = \frac{1}{T} \sum_r \tilde{A}_r d\xi_r = \frac{1}{T} \sum_r \sum_j \nu_{jr} \tilde{\mu}_j dn_j.$$

Обозначим $\Delta\varphi = \varphi_1 - \varphi_2$, $\Delta\mu_j = \mu_{1j} - \mu_{2j}$. При переносе вещества из подсистемы 1 в подсистему 2 $\nu_j = -1$, поэтому

$$d_i S = -\frac{1}{T} \sum_j \Delta\tilde{\mu}_j dn_{1j} - \frac{1}{T} \sum_j z_j F \Delta\varphi dn_{1j}.$$

Поскольку $\left(\frac{\partial \mu_j}{\partial P}\right)_{T, n_j} = \nu_j$, то в данных условиях $\Delta\mu_j = \nu_j \Delta P$. Тогда

для производства энтропии получим:

$$\frac{d_i S}{dt} = -\frac{1}{T} \sum_j \nu_j \Delta P \frac{dn_{1j}}{dt} - \frac{1}{T} \sum_j z_j F \Delta\varphi \frac{dn_{1j}}{dt}.$$

Вводя обозначения для потоков $I = -\sum_j z_j F \frac{dn_{1j}}{dt}$ и $J = -\sum_j \nu_j \frac{dn_{1j}}{dt}$,

это выражение можно переписать в виде

$$\frac{d_i S}{dt} = -\frac{\Delta P}{T} J - \frac{\Delta \varphi}{T} I.$$

Соответствующие феноменологические уравнения имеют вид

$$I = L_{11} \frac{\Delta \varphi}{T} + L_{12} \frac{\Delta P}{T},$$

$$J = L_{21} \frac{\Delta \varphi}{T} + L_{22} \frac{\Delta P}{T}.$$

Из этих уравнений можно получить следующие соотношения.

Отношение разности потенциалов к разности давлений при нулевом токе называется *потенциалом течения*:

$$\left(\frac{\Delta \varphi}{\Delta P} \right)_{I=0} = -\frac{L_{12}}{L_{11}}.$$

Электроосмосом называется поток вещества в расчете на единицу силы тока, обусловленный электрическим током при равенстве давлений в подсистемах:

$$\left(\frac{J}{I} \right)_{\Delta P=0} = \frac{L_{21}}{L_{11}}.$$

Электроосмотическим давлением называется разность давлений в подсистемах в расчете на единицу разности электрического потенциала в отсутствие переноса вещества:

$$\left(\frac{\Delta P}{\Delta \varphi} \right)_{J=0} = -\frac{L_{21}}{L_{22}}.$$

Током переноса называется электрический ток, сопровождающий перенос вещества в отсутствие разности электрических потенциалов:

$$\left(\frac{I}{J} \right)_{\Delta \varphi=0} = \frac{L_{12}}{L_{22}}.$$

Все четыре явления могут быть изучены независимо. Из соотношений взаимности Онсагера следует, что

$$\left(\frac{\Delta \varphi}{\Delta P} \right)_{I=0} = -\left(\frac{J}{I} \right)_{\Delta P=0}, \quad \left(\frac{\Delta P}{\Delta \varphi} \right)_{J=0} = -\left(\frac{I}{J} \right)_{\Delta \varphi=0}.$$

Полученные соотношения называются *соотношениями Саксена* и не зависят от модели переноса или свойств мембраны.

Литература

1. *Jaynes E. T.* Information theory and statistical mechanics // *The Phys. Rev.* 1957. Vol. 106. № 4. P. 620–630; Vol. 108. № 2. P. 171–190.
2. *Шрёдингер Э.* Статистическая термодинамика // Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 1999. 96 с.
3. *Пригожин И., Конденуди Д.* Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур / Пер. с англ. М.: Мир, 2002. 461 с.
4. *Матвеев А. Н.* Молекулярная физика: Учеб. для физ. спец. вузов. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1987. 360 с.
5. *Романовский Б. В.* Основы химической кинетики. М.: Экзамен, 2006. 415 с.
6. *Березин И. В., Мартинек К.* Основы физической химии ферментативного катализа. М.: Высшая школа, 1977.
7. *Варфоломеев С. Д.* Химическая энзимология. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 480 с.
8. *Березин И. В., Клесов А. А.* Практический курс ферментативной кинетики. М.: Изд-во МГУ, 1976. 320 с.
9. *Корниш-Боуден Э.* Основы ферментативной кинетики. М.: Мир, 1979. 280 с.
10. *Курганов Б. И.* Аллостерические ферменты. М.: Наука, 1978. 248 с.

Глава 3

Самоорганизующиеся системы. Синергетические аспекты экологии

Поддержание организации в Природе не может быть достигнуто управлением из единого центра; порядок может поддерживаться только с помощью самоорганизации.

К. К. Бибрихер, Г. Николис, П. Шустер

3.1. Элементы общей теории систем

Nomen est numen (назвать — значит познать).

Древнеримское изречение

Вводя термин «экосистема» мы неявно использовали понятие «система», а в современной трактовке данное общенаучное понятие чрезвычайно продуктивно для экологии.

Под *системой* понимается совокупность взаимосвязанных элементов, образующих единый в конкретном рассмотрении объект — структурно-функциональную целостность. *Системный анализ* — это методология исследования сложных объектов посредством представления их в качестве систем. Системы при этом выделяются исходя из целей исследования: с одной стороны, система рассматривается как единое целое, с другой — как совокупность элементов, характеризуемых набором индивидуальных свойств и своей «предысторией». Для относительно простых систем характерна *аддитивность* — тип отношений между системой и ее подсистемами, характеризуемый формулой «целое равно сумме частей» (например, масса материальной системы, ее линейные размеры). В общем случае целое обладает качественно новыми свойствами (молекула воды отличается свойствами от составляющих ее атомов, свойства воды как жидкости непредсказуемы на основе аддитивных приближений) — целое «больше» и «богаче» суммы его частей (правило неаддитивности), что соответствует философскому обобщению: «переход количества в качество». Целое не может быть познано и объяснено на основе только знаний о его частях. В этом и заключается отличие системного подхода от редуционизма — линейного проецирования (буквальный перенос) свойств общего на свойства

частного. Справедливой предполагалась и обратная экстраполяция. Методологические принципы редукционизма, актуальные для философии и естествознания в XIX и XX столетиях, утратили свою антагонистичность за последние десятилетия, когда естественные науки перешли от изучения структуры материи к изучению механизмов ее развития на всех уровнях организации — от атомно-молекулярного до биолого-экологического, социального и космического. В глазах ученого мира столь разная по своим физическим и химическим структурным основам материальная Вселенная оказалась неожиданно универсальной в пространственно-временных проявлениях своего развития как проточной диссипативной системы. Подобное движение мысли произошло благодаря смене парадигм мышления: от линейной декартовой — к нелинейной синергетической. В экологии системный анализ трактует неаддитивность как принцип эмерджентности.

Идеи системного подхода имеют давние традиции, их начала были изложены еще в VI в. до н. э. китайским мудрецом, основателем *даосизма* Лао-цзы. В основе концепции *дао* лежат представления о естественном пути возникновения, развития и исчезновения всех «вещей» и материальной первооснове их существования. Общую теорию систем как нового перспективного научного направления создал и обосновал А. А. Богданов (1873–1928) в научном труде «Всеобщая организационная наука», назвав ее *тектологией* (*tekton* в переводе с греческого означает «строитель»). Тектология была задумана автором как научная основа хозяйственного регулирования и управления, в основу которого положены *принципы системности* [1]:

- система рассматривалась не только как состояние, но как процесс, организационными связями которого являются обратные связи;
- целое больше суммы его частей — принцип организованности;
- если система состоит из подсистем высшей и низшей ступеней организованности, ее поведение определяется второй подсистемой — тектологический закон.

Некоторые положения тектологии предвосхитили идеи современной кибернетики (принцип обратной связи, идеи моделирования и др.).

Развитие общей теории систем продолжили С. Н. Булгаков и В. А. Базаров (первая треть XX в). Но в научно-производственную и управленческую практику она была введена лишь во второй половине XX в. благодаря трудам австрийского биолога Л. фон Берталанфи, который определил общую теорию систем как логико-математическую область исследований. В основу теории было положено выделение универсальных свойств, применимых для систем любого ранга и сложности — принцип изоморфизма (наличие сходства у разных компонентов) систем.

Значительный вклад в развитие дедуктивной методологии принадлежит А. И. Умову.

Опишем основные понятия, которые включает в себя общая теория систем.

Элемент — структурный компонент системы, обладающий ее свойствами. Согласно правилу неаддитивности, разложение элемента влечет изменение его свойств.

Основные характеристики любой системы включают: а) границы; б) структуру; в) характер связей между элементами системы, а также между системой и внешней средой; г) свойства системы (элементов и целого).

Границами системы являются пределы действия закона композиции. Эта важная характеристика системы связана с ее целостностью и устойчивостью к внешним воздействиям.

Структура системы характеризуется ее иерархичностью, а также пространственно-временным соотношением слагающих ее элементов и их связей. Пространственный аспект характеризует порядок расположения элементов в системе и их соподчинение — иерархию, а временной аспект отражает динамику состояний системы во времени (состояния подсистем и их взаимоотношений). Следует отметить, что для процесса самоорганизации минимальное число взаимодействующих элементов должно быть 2, а максимальное — не ограничено. В пределе стирается дискретность элементов системы, и ее удобнее рассматривать как рассредоточенную (распределенную).

По структуре различают следующие типы систем: централизованные и децентрализованные, жесткие, дискретные и непрерывные, динамические и сложные, симметричные и хаотические. Устранение любого элемента жестких систем ведет к их распаду (например, картонный домик). Системы этого типа более экономны и высокоорганизованны. В дискретных системах между элементами отсутствует прямая связь между элементами, а взаимодействие осуществляется посредством их отношения к общей среде (например, связь банков через финансы, биржу). Физической аналогией может служить взаимодействие гравитационных масс или зарядов через поле, гравитационное или электрическое. В связи с рассмотрением биологической эволюции нас, прежде всего, интересуют сложные и динамические системы. *Динамические системы* являются моделями реальных природных систем, отражающими мировоззренческий принцип детерминизма. Такие модели характеризуются набором переменных, определяющих состояние системы, и оператором эволюции, описывающим развитие системы. Эволюция динамической системы однозначно определяется ее начальным состоянием. В противоположность детерминированным динамическим системам имеется большое число систем, характеризуемых нелинейными свойствами. В них наличествует достаточно большое количество элементов, в принципе неодинаковых, они обладают сложной системой внутренних связей и в некоторых случаях отсутствием жестких граничных условий. Такие системы называются *сложными системами*.

Иерархия (греч. *ιєραρχία*, от *ιєρός* — священный и *άρχє* — правление, власть) — принцип структурной организации сложных многоуровневых

систем, состоящий в упорядоченном взаимодействии между упорядоченными уровнями в порядке от высшего к низшему (это понятие первоначально относилось к церковному и государственному управлению). Каждый из двух или более взаимодействующих уровней выступает как управляющий по отношению к нижним и как подчиненный по отношению к верхним уровням. Фактически, это пирамида, каждым уровнем которой управляет уровень более высокого ранга. В иерархически выстроенной системе наряду со структурной дифференциацией имеется функциональная, т. е. каждый уровень специализируется на выполнении определенного круга функций, при этом более высокие уровни в основном специализируются на интегративных функциях. В соответствии с *законом композиции* компоненты системы объединяются на основе взаимодействия (характерно для физики, биологии, экологии) и взаимосвязи (характерно для информатики, кибернетики, математики, лингвистики). Принцип иерархичности характерен и для биосферных и социальных систем. В реальных системах иерархическая система не бывает абсолютно жесткой и сочетается с большей или меньшей автономией низших подсистем, достаточной для их внутренней самоорганизации, определяющей устойчивость всей системы.

Отметим некоторые особенности иерархической организации систем:

1. Управляемая система ограничена в возможностях процесса самоорганизации за счет уменьшения степеней свободы.
2. Скорость прохождения информации по вертикальной структуре иерархии меньше скорости прохождения информации по горизонтальной структуре, следствием чего является замедленная реакция на управляющие воздействия и на обратную связь.
3. Потеря информации внутри иерархической структуры приводит к потере управляемости некоторых элементов системы и зачастую к полной потере обратной связи между всеми уровнями организации.

К иерархическим относятся все системы, где встречается «силовой» контроль над более низкими уровнями. Например, это может быть сообщество животных (стая) со своим вожаком и его близким окружением. Такую организацию можно отнести к трёхуровневой системе. Большими по размеру и чрезвычайно сложными иерархическими организациями являются государственные структуры, контролирующие сообщества более мелких организаций (коммерческие фирмы, политические организации, семейные ячейки и т. д.).

Сам по себе этот тип организации не может быть «хорошим» или «плохим», но только адекватным или неадекватным по отношению к решаемым системой задачам. Иерархические системы широко распространены в технике и обществе: например, сложная система связи, система обработки данных, файловые системы, классическая система менеджмента, система управления транспортом и многие другие. Они организованы по иерархическому прин-

ципу, который позволяет выполнять параллельно различные операции, работать с отдельными информационными массивами и т. д.

Эффективность относительно простых, «сконструированных под конкретные задачи», иерархических систем основана на минимальном числе обратных связей при доминировании однонаправленных вертикальных связей. Эффективность сложных систем определяется совершенно иными нуждами — необходимостью сбалансированного согласования горизонтальных и вертикальных связей. Гармоничность и пластичность связей порождает устойчивость систем, в отличие от систем с прямым вертикальным управлением. Так, в иерархической структуре леса медведь никогда не руководит жизнью муравейника.

Комплементарный тип организации — сетевая структура, которая не предполагает разбивку на уровни. Сетевая структура — это есть горизонтальная структура — система связей на одном или близких уровнях иерархической организации, дополняющая её возможности (или деструктивно конфликтующая с ней). Любая достаточно сложная система, естественная или искусственная, имеет иерархическую структуру, и без иерархии нежизнеспособна. С другой стороны, *внутриуровневые сетевые связи* также необходимы для повышения живучести и гибкости системы. При правильной организации они придают системе «свойство голографичности»: подсистемы продолжают поддерживать и даже выполнять функцию системы при значительных разрушениях (так, осколок фотопластинки, на которой записана голограмма, может воспроизвести в пространстве голографическое изображение, пусть даже с частичным ухудшением качества).

Существует определенный соблазн уподобить иерархическую структуру биологических сообществ управляющим структурам государств. Последние значительно проще устроены и, действительно, осуществляют управляющие функции, согласуя интересы самоорганизующихся горизонтальных систем. Иное дело в биосферной иерархии — в этом случае самоорганизация носит интегрированный характер и охватывает все ее уровни. *Характер связей* определяется линейными и нелинейными, прямыми и обратными, положительными и отрицательными взаимодействиями (связями). Так, устойчивость биоценоза леса связана совсем не с тем, что хозяин леса медведь непосредственно руководит работой каждого муравейника.

Связи между подсистемами характеризуются определенным материальным наполнением. Функционирование низших подсистем в иерархии, как правило, связано с большим удельным потреблением (преобразованием) различных видов энергии и, соответственно, с большим производством энтропии.

С подъемом по иерархической лестнице снижается не только энергопотребление на каждом из уровней, но и энергообмен между ними. Зато возрастают информационные потоки, направленные на согласование горизонтальных и вертикальных процессов, иначе говоря, самоорганизация охватывает и сами горизонты, и сеть связей между ними.

Следует отметить, что между горизонтальными процессами и глобальным иерархическим управлением могут возникать «конфликтные ситуации»: вследствие множественности подсистем, их разнообразия, а также нелинейности прямых и обратных связей между ними могут возникать «конфликты интересов» между частными и глобальными структурами или процессами. Описанный «невротический эффект» имеет универсальную организационную природу и может наблюдаться в любых организациях при конфликте иерархических и сетевых структур. В оргуправленческом консалтинге конфликт двойного подчинения (например, вертикальной и горизонтальной структур управления) получил название «профессиональной шизофрении».

Когда мы говорим о передаче информации между элементами систем, то вторгаемся в область кибернетики, которая возникла вовсе не в середине XX в., как принято считать, в качестве науки о компьютерах, численном моделировании и управлении процессами в сложных системах («отцом» кибернетики наши современники называют Ноберта Винера (1894–1964)). Исходно кибернетика провозглашалась как наука о государственном управлении. (Об этом писал в своих трудах по классификации наук великий французский физик Андре-Мари Ампер (1775–1836), почетный член Петербургской академии наук.)

Элементы и система в целом характеризуются рядом свойств:

1. Неаддитивность — основное системное свойство.
2. Поведение системы определяется ее структурой и характером связей между элементами.
3. Система может одновременно состоять из подсистем и сама быть частью иерархически более высокоорганизованной системы.
4. Каждый элемент системы может оказать влияние на развитие общесистемных процессов («принцип домино»), и наоборот.
5. Система стремится сохранять устойчивость путем реализации связей между элементами.
6. Система характеризуется наличием прямых и обратных связей между элементами: положительные связи усиливают происходящие в ней изменения, отрицательные — ослабляют.

Системы реальных материальных объектов характеризуются масштабами и уровнями. Так многообразие мира можно представить в виде последовательно возникших иерархических ступеней: физической, физико-химической, биологической, социальной и антропогенной, в результате взаимодействия или объединения которых появляются новые системы — экологические и экономические. Иерархические эволюционирующие системы, элементы которых связаны потоками вещества, энергии и информации, могут быть отнесены как к *динамическим*, так и к *сложным системам*.

3.2. Самоорганизация. Начала синергетики

Правильно в философии рассматривать сходство даже в вещах, далеко отстоящих друг от друга.

Аристотель

3.2.1. Кибернетический и синергетический подходы к описанию процессов самоорганизации

Теория систем, как и кибернетика, оперирует преимущественно представлениями о дискретных системах. Синергетика описывает реальные системы преимущественно с помощью непрерывных моделей — линейных или нелинейных дифференциальных уравнений. Оба подхода правомерны, а предпочтения в их использовании основываются на особенностях систем.

Кибернетика оперирует понятием «*информация*», материальными носителями которой в информационных сетях являются энергетически слабые «сигналы» физической или химической природы. Сигнал может восприниматься организмами в форме закодированного сообщения о возможности гораздо более мощных влияний со стороны других организмов либо факторов среды, вызывающих их ответную реакцию, при этом система должна «уметь» декодировать этот сигнал.

Информационная составляющая как необходимое звено самоорганизации в экосистемах базируется на системе петель обратных связей, положительных (усиливающих) и отрицательных (ослабляющих), по которым часть сигналов с выхода системы (подсистемы) поступает обратно на ее вход. Наличие петли обратной связи, способствующей нарастанию средней скорости эволюции процессов, подтверждается наличием единства и функциональной взаимосвязи системных компонентов. Энергетический эффект цикла любой системы обычно существенно превосходит энергозатраты на передачу сигнала обратной связи.

Обратная связь означает передачу информации о результате любого процесса к их первоисточнику. В 1933 г. Уолтер Кэннон в книге «Мудрость тела» ввел термин гомеостаза (Клод Бернар (1813–1878) использовал это же понятие, не вводя специального определения) и дал описание многих саморегулирующихся метаболических процессов, но не определил в явном виде замкнутые причинные петли, содержащиеся в них. Впервые представления о петлях обратной связи были развиты в статье Норберта Винера, Джулиана Бигелоу и Аргура Розенблюта «Поведение, цель и телеология» [2], опубликованной в 1943 г. Авторы представили идею круговой причинности как логической схемы, лежащей в основе концепции обрат-

ной связи, и впервые применили ее к модели поведения живых организмов. Занимая строгую бихевиористскую позицию (поведенческие функции доминируют над сознанием), они утверждали, что поведение любой машины или организма, характеризующееся саморегулированием посредством обратной связи, может быть названо «целенаправленным», поскольку преследует некую цель. Они иллюстрировали свою модель целенаправленного поведения многочисленными примерами: кошка ловит мышь; собака берет след; человек берет стакан со стола и т. д. — и проанализировали эти примеры на языке заложенных в них круговых схем обратной связи. Так концепция обратной связи, введенная кибернетиками, привела к новому пониманию многих саморегулирующихся процессов в биосистемах.

Понятие «информация» обретает смысл только тогда, когда имеются системы, способные кодировать и декодировать низкоэнергетические сигналы, влияющие на их развитие. Таким образом, *информацию* можно определить как обмен сведениями (сигналами) между людьми, человеком и компьютером, компьютером и компьютером, обмен сигналами в животном и растительном мире, передачу признаков от клетки к клетке, от организма к организму (генетическая информация). Информационные потоки являются важным фактором эволюции природно-антропогенных экосистем.

Синергетика — междисциплинарное направление научных исследований, в рамках которого изучаются процессы перехода открытых нелинейных систем между крайними состояниями (порядок — беспорядок, регулярность — хаос) в средах различной природы. Синергетика изучает коллективное (упорядоченное в пространстве, кооперативное) поведение сложных систем с когерентным (согласованным во времени) взаимодействием их элементов.

Термин «*синергия*» возник в античные времена и, говоря современным языком, выражал представления об одновременном воздействии на организмы факторов внешней среды и внутренней природы. Два–три века назад этим понятием стали пользоваться медики, к которым пришло осознание того, что сложение химико-терапевтических и физических методов лечения должно подчиняться неким общим закономерностям. Позже появился термин «*неаддитивность*», выразивший главное свойство систем: свойства целого не складываются арифметически из свойств частей. Так, свойства многоклеточного организма не сводимы к простому суммированию свойств слагающих его клеток. В биологических системах (будь то органеллы, клетки или биоценозы) термин «синергия» фактически означает, что воздействующие на них факторы внешней среды и внутреннего развития самих систем действуют не суммарно. Это и есть проявление их нелинейности. Более того, проявляя свое воздействие одновременно, различные факторы могут взаимно усиливать, нейтрализовать или уменьшать взаимное влияние, что способно приводить к не прогнозируемому результату.

В литературе также используется идентичный по смыслу, но более «богатый» по содержанию и более динамичный термин «самоорганизация» для обозначения того же направления научной мысли. В этом смысле одно из первых определений Г. Хакена синергетики как науки о взаимодействии является более статичным, поскольку в нем не заложена идея развития [3].

Самоорганизация — это процесс упорядочения в системе за счет внутренних факторов, без какого-либо внешнего управляющего воздействия (считается, что мы интуитивно понимаем, что такое «упорядоченность»). Термин «самоорганизация» впервые употребил Уильям Росс Эшби в 1947 г., в 1960-е гг. он использовался в теории систем, а с 1970-х гг. стал применяться в физике сложных систем. Г. Хакен назвал синергетику наукой о самоорганизации, которую, в свою очередь, определил следующим образом:

«Самоорганизация — процесс упорядочения (пространственного, временного или пространственно-временного) в открытой системе — системе, которая обменивается веществом и энергией с внешней средой, а для биологических и экологических систем — еще и информацией — за счет согласованного взаимодействия множества элементов, ее составляющих» [3].

В экологической литературе часто встречается термин «саморазвитие», более узкий по смыслу, нежели термин «самоорганизация». С саморазвитием связано, в первую очередь, представление об одномерной эволюции системы во времени, тогда как синергетика предполагает эволюцию в пространстве и времени. Диссипативная самоорганизация системы предполагает, что система открыта, содержит неограниченно большое число элементов (подсистем) и имеет стационарный устойчивый режим работы, когда элементы взаимодействуют хаотически (некогерентно, т. е. несогласованно во времени).

Процессу самоорганизации присущи следующие характеристики:

- имеется обязательный обмен энергией (энергией и веществом) с окружающей средой;
- имеется необходимый и достаточный набор прямых и обратных связей, положительных и отрицательных;
- макроскопическое поведение системы описывается несколькими величинами (параметром порядка и управляющими параметрами);
- при преодолении некоторого критического значения управляющего параметра (связанного с поступлением энергии/вещества) система спонтанно переходит в новое упорядоченное состояние, что позволяет скачкообразно увеличить диссипацию энергии и экспорт энтропии;
- новое состояние обусловлено согласованным (когерентным) поведением элементов системы, эффект упорядочения проявляется только на макроскопическом уровне;

- новое состояние существует только при безостановочном потоке энергии/вещества в систему;
- при увеличении интенсивности обмена система проходит через ряд следующих критических переходов, в результате чего структура усложняется вплоть до возникновения хаоса.

В учебниках обычно приводят три примера самоорганизации: лазер как пример пространственного упорядочения; конвективные ячейки Рэлея—Бенара как пример пространственного упорядочения; периодическую химическую реакцию Белоусова—Жаботинского как пример пространственно-временного упорядочения.

Нобелевский лауреат И. Р. Пригожин создал одну из нелинейных моделей реакции Белоусова—Жаботинского, так называемый брюсселятор. Так как для возникновения упорядочения в подобных системах необходим приток энергии, ее диссипация и отток энтропии, Пригожин назвал эти системы диссипативными [4]. Вследствие нелинейности и наличия более одного устойчивого состояния в этих открытых системах не выполняется теорема Пригожина о минимуме производства энтропии.

Методы синергетики были использованы практически во всех научных дисциплинах: от физики и химии до социологии и филологии. Градообразование и работу нейронных сетей пытаются описать как диссипативные структуры. В последнее время любая система естественного происхождения, не соответствующая критериям равновесной термодинамики, рассматривается как самоорганизующаяся.

В 1987 г. другой нобелевский лауреат Жан-Мари Лен, основатель супрамолекулярной химии, разделил термины «самоорганизация» и «самосборка», вследствие необходимости описания явлений упорядочения в системах высокомолекулярных соединений при равновесных условиях, в частности образования ДНК. Изучение вещества в наносостоянии, образование сложной структуры в процессе кристаллизации без внешнего воздействия также потребовали описания этих явлений как самоорганизации. Однако эти явления происходят в условиях, близких к термодинамическому равновесию, поэтому равновесные фазовые переходы, такие как кристаллизация, также могут рассматриваться с позиций синергетики. Такие явления определяют как консервативную самоорганизацию.

Наиболее общим образом можно представить себе, что процессы самоорганизации могут происходить в динамических системах двумя путями:

- в иерархических системах под управлением слабых сигналов, имеющих возможность за счет структурно-функциональных связей системы управлять потоками энергии и вещества, создавая новые структуры (кибернетический способ);
- в сетевых системах за счет непосредственного нелинейного взаимодействия потоков энергии и вещества в открытых системах, формирующего новые диссипативные структуры (синергетический способ).

Тем не менее, в этих предельных случаях появление в эволюционирующих системах новых, более сложных структур, требует определенных энергетических расходов. А поскольку энергия не возникает и не исчезает, то речь идет об общих законах преобразования форм энергии, изучаемых термодинамикой. Ниже мы будем говорить об особом биологическом уровне самоорганизации, когда в организмах или на уровне экосистем происходит самоорганизация соответственно молекулярных или макроскопических машин, каждая из которых сама по себе способна преобразовывать вещество, энергию и информацию. Рассмотрение подобных систем объединяет кибернетический и синергетический подходы к описанию процессов самоорганизации.

В рамках современной экологии переплелись и срослись *термодинамика* (наука о потоках и преобразовании форм энергии), *физическая химия и биохимия* (науки о механизмах преобразования веществ), *кибернетика* (наука о законах управления в системах) и *синергетика* (наука о неаддитивно слагающихся факторах внешних воздействий на системы и внутренних взаимодействиях). Совместно они формируют фундамент *биофизики* — науки о механизмах биологических процессов. Исторически биофизика большей частью устремлена к выяснению клеточных и молекулярных механизмов функционирования живого, но нарастает и движение в макромир. Подобно тому как в своих подходах соединяются физика элементарных частиц, теория поля и космофизика, так же и биофизика все более охватывает общим подходом физику биологических процессов на молекулярном и биосферном уровнях, механизмы и критерии биологической эволюции. Таким образом, биофизика, ставшая, по существу, ветвью теоретической биологии, может конструктивным образом способствовать упорядочению знаний и развитию умений современного общества и в области глобальной экологии.

Синергетика создала представления о процессах, которые в принципе не могут быть поняты и описаны детерминистически. К таким процессам относятся переходные процессы в явлениях самоорганизации. В пороговом состоянии течение процессов неоднозначно из-за внешних воздействий и флуктуаций в системе, так же как и непредсказуема новая организация, возникающая после прохождения порога — «точки бифуркации», ибо в момент перехода система находится в таком состоянии, о котором И. Р. Пригожин говорил, что она оказывается одновременно всем, чем она может быть [4]. Многие процессы сопровождаются колебаниями (музыка, переменный ток, сердцебиение, суточные колебания температуры, ценообразование и т. д.), но, несмотря на различную природу, колебательным системам свойственны общие закономерности. Поэтому теория колебаний, особенно теория нелинейных колебаний, становится одной из основных базовых составляющих *экосинергетики*.

Парадигмы синергетики отличаются по типам самоорганизации (спонтанного возникновения упорядоченностей).

В парадигме диссипативных структур рассматривается самоорганизация в физическом пространстве, где непосредственным образом сопрягаются процессы трансформации энергии и вещества.

Следует заметить, что рассмотрение процессов самоорганизации может происходить и в рамках другой парадигмы, когда согласуются не материальные объекты в геометрическом пространстве, а процессы в фазовом пространстве.

Таким образом, выявление синергетических закономерностей позволяет интерпретировать различные явления, обусловленные взаимодействием самоорганизующихся экосистем с внешними физическими и химическими факторами природного и антропогенного происхождения, моделировать динамические процессы возникновения пространственно-временных структур в многокомпонентных системах различной природы на макроскопическом уровне.

В современном представлении экология — наука о механизмах взаимодействия и совместном развитии биотической, абиотической и социальной сред на Земле, или, иными словами, экология есть системная наука о совместном развитии (коэволюции) неживой и живой природы с участием социума и, в перспективе, — наука о рациональном управлении ноосферой в границах ее устойчивого развития. Раздел естествознания, имеющий дело с физическими и физико-химическими механизмами сопряженного функционирования живых систем всех уровней, от клеточного до биосферного, включая их математическое описание, целесообразно считать биофизической экологией.

Стратегическая часть экологии направлена на решение глобальной проблемы контролируемого и управляемого существования человечества как составной части эволюционирующей биосферы. Практическая (тактическая) часть — на формирование рационального (интенсивного и экстенсивного) природопользования и эксплуатации природных ресурсов, а также на охрану природы. Поэтому целью экологии является исследование причин нарушения экологической устойчивости биосферы (в современной трактовке — ноосферы) как глобальной экосистемы [5].

3.2.2. Нелинейность и самоорганизация

В нелинейной среде есть идеальный спектр форм, который очень устойчив. Хотя этих форм много, они не произвольные, а вполне определенные.

С. П. Курдюмов

Нелинейность является одним из основных понятий синергетики. Нелинейны все окружающие нас процессы — от ядерных реакций, работы сердечно-сосудистой системы и всего организма в целом и обычного творческого процесса до эндо- и экзогенных процессов на Земле, вспышек

на Солнце и окружающих нас социально-экономических изменений. Если при изучении линейной системы достаточно проанализировать минимум управляющих параметров для получения условий равномерных изменений, то нелинейные системы избирательны, многоплановы и трудно прогнозируемы. Закономерности, способные описывать динамику гармонических (синусоидальных) колебаний, не годны в случае прохождения сигнала через среду. *Нелинейная система* — динамическая система, в которой протекают процессы, описываемые нелинейными дифференциальными уравнениями. Свойства и характеристики нелинейной системы зависят от ее состояния. В отличие от *линейной системы* она не обладает свойствами суперпозиции: частота выходного сигнала зависит от его амплитуды и др. В нелинейных системах среда существенно изменяет форму сигналов и их спектральные характеристики (например, частоту). Так, при высоких интенсивностях лазерного излучения или звуковых волн при прохождении через среду в их спектрах могут появиться «высшие» гармоники с удвоенной, утроенной и т. д. частотой. Подобные изменения будут всегда характеризовать именно данную среду.

Диссипативные структуры — регулярные образования в пространстве/времени, возникающие в открытых системах в условиях диссипации энергии (рассеяния с понижением ее качества до тепловой). Повышение упорядоченности внутри системы (понижение энтропии) с необходимостью сопровождается разупорядочиванием внешней среды (экспортом энтропии).

Эти представления были развиты в середине прошлого века нобелевским лауреатом И. Р. Пригожиным [6]. Им же предложено образное выражение «стрела времени», отражающее необратимый ход процессов в эволюционирующих системах, в том числе экологических — природных и природно-антропогенных. Рассеяние запасенной в системе энергии (*диссипация*) или ее проток необходимы, но не только количество ее в первую очередь формирует характерный вид образующихся диссипативных структур, а особенности внутренних связей в системе, канализирующие потоки энергии и определяющие траекторию эволюции как системы в целом, так и ее подсистем. Это могут быть, к примеру, метаболические пути в живых клетках или трофические сети в экосистемах.

Неустойчивости Бенара, или *ячейки Бенара*, — это пример неустойчивости стационарного состояния, приводящей к возникновению спонтанной организации в системе, т. е. порядка через хаос. Эта неустойчивость возникает в горизонтальном слое жидкости при наличии вертикального градиента температур. Граничным условием процесса является нагрев нижнего слоя до заданной температуры (проще говоря, нагревается сосуд с вязкой жидкостью, например с силиконовым маслом, при этом дно сосуда должно прогреваться равномерно, а масло не должно кипеть). В результате возникающей разности температур (между дном и поверхностью) в жидкости устанавливается идущий снизу вверх поток теплоты. Когда

температурный градиент достигает некоторого порогового значения, стационарное состояние жидкости, при котором перенос тепла осуществляется только посредством молекулярного теплопереноса (без конвекции), становится неустойчивым. На этом этапе за счет конвекции возникает когерентное (согласованное) движение молекул, и, следовательно, перенос тепла увеличивается. Потoki нагретой жидкости от соседних ячеек объединяются в своем движении вверх, а потоки охлажденной — вниз (рис. 3.1). Эти конвективные ячейки сорганизуются в пространстве (при равномерном прогреве снизу они становятся одинаковыми, а образующаяся структура с наиболее плотной упаковкой — гексагональной) (рис. 3.2).

Обнаружено еще одно замечательное свойство этой диссипативной системы. При постепенном увеличении нагрева системы самоорганизовавшийся регулярный конвективный режим срывается в хаотический, поскольку

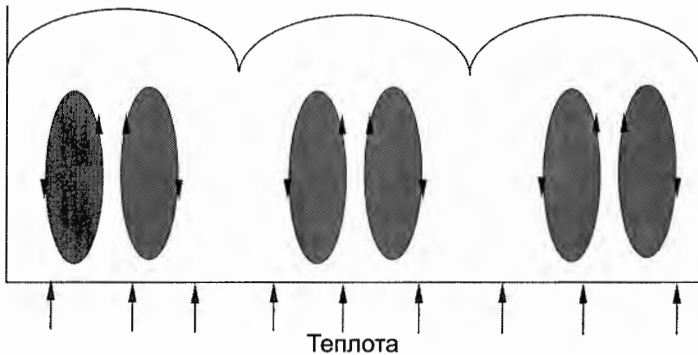
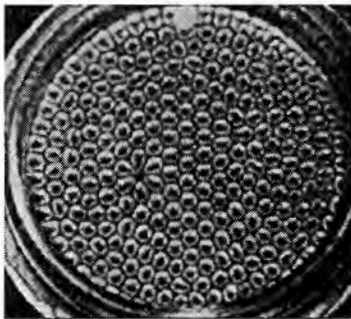
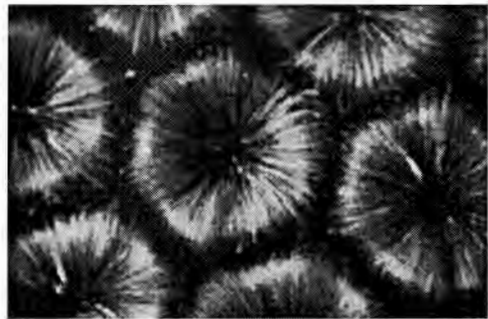


Рис. 3.1. Образование термоконвективных ячеек Бенара в подогреваемой вязкой жидкости



а)



б)

Рис. 3.2. Ячейки Бенара: а) — поле ячеек Бенара; б) — ячейки Бенара в увеличенном масштабе (видны конвективные потоки жидкости) [31]

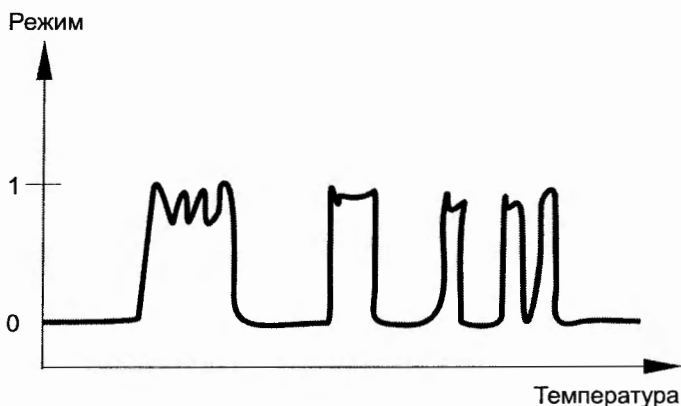


Рис. 3.3. Схематическое представление возникновения режимов генерации регулярных конвективных диссипативных структур (ячеек Бенара) в зависимости от температуры нижнего слоя жидкости (температура верхнего слоя определяется температурой воздуха и вертикальным теплопереносом): 0 и 1 — хаотический и регулярный режимы

своей пространственной структурой уже не может обеспечить необходимый проток теплоты. Однако при дальнейшем увеличении нагрева вновь образуется подобная предшественнице регулярная гексагональная структура конвективных ячеек, но уже с меньшими их размерами (рис. 3.3). И так повторяется несколько раз (до 7 раз в зависимости от типа жидкости и «конструкции» системы).

Таким образом, возникающая при определенном градиенте температур конвекция порождает сложную пространственную организацию системы, и организованное движение жидкости позволяет выносить наружу из системы больше теплоты и, соответственно, увеличивать экспорт энтропии. Скачки в рассеянии и диссипации энергии, а также в производстве энтропии соответствуют точкам бифуркации. Рассмотренная нами система относится к самоорганизующимся сложным системам, которым свойственно скачкообразное изменение состояния при прохождении точки бифуркации.

3.2.3. Эволюция систем, бифуркации, устойчивость

Когда мы говорим о природных системах, самым сложным нам представляется современное определение живых систем.

Следуя Л. А. Блюменфельду, живые системы — это макроскопические, дискретные, открытые системы, способные к самоподдержанию и самовоспроизведению, адаптации и эволюции в соответствующих масштабах времени [7].

В рамках этого определения не только отдельные организмы, но и целые биоценозы и экосистемы могут рассматриваться в качестве цельных живых систем. Действительно, экологические системы являются структурно и информационно саморазвивающимися термодинамически открытыми системами, представляющими совокупность биотических и абиотических компонентов в пределах конкретных пространственно-временных границ. При этом экосистемы характеризуются первичностью внутренних системных связей по отношению к внешним и природным — по отношению к антропогенным. Все живое на всех уровнях организации дискретно, хотя границы могут иметь размытый характер, а в моделях могут использоваться представления о распределенных средах.

Особо следует подчеркнуть важность понятия «самоорганизация» как элемента процесса эволюции, состоящего в образовании пространственно-временных структур в неравновесных системах. Под термином «эволюция» понимается не столько наблюдаемое со временем изменение функций и структуры системы, сколько их совместное развитие. В динамически развивающихся системах, а такие системы могут быть геологическими, физико-химическими, биологическими и другими, мы стремимся проанализировать механизмы возникновения в них пространственно-временных регулярных структур. Именно этот процесс обусловил возможность появления Жизни в абиогенной среде.

Физико-химический и надорганизменный уровни являются активными средами (см. раздел 3.2.4) и не относятся к жестко детерминированным системам, тогда как на клеточном уровне работают генетически детерминированные ансамбли молекулярных машин.

Это разделение до некоторой степени условно и связано с особенностями канализирования потоков вещества, энергии и информации на этих уровнях организации материи.

Состояние любой системы определяется набором параметров. *Переменные параметры* соответствуют, как правило, небольшим пространственно-временным интервалам и являются характеристиками системы. Если же с помощью каких-либо параметров можно управлять состоянием системы, эти *параметры — управляющие*: при их изменениях вблизи точки бифуркации происходит качественное изменение состояния системы.

В равновесных системах никаких макроскопических событий вообще не происходит — любые процессы вызваны неравновесием. Неравновесные системы вблизи состояния равновесия линейны, а существенно удаленные от равновесия системы — нелинейны. Нелинейные системы (среды) способны эволюционировать по разным траекториям, проходя через точки «ветвления» — *бифуркации* (от лат. *bifurcus* — «раздвоенный»). Этот термин употребляется в широком смысле для обозначения всевозможных качественных перестроек или метаморфоз различных объектов при изменении параметров, от которых они зависят. Путь эволюции системы стано-

вится жестко предзадан только после попадания в воронку аттрактора (см. ниже) и прохождения точки бифуркации. Принципиален фактор случайности. Бифуркации возникают при переходе системы от состояния видимой стабильности и равновесия к хаосу. Анализ механизмов перехода от порядка к хаосу в реальных системах и моделях выявляет универсальность немногих возможных сценариев перехода к хаосу. Вхождение системы в непредсказуемый режим описывается каскадом бифуркаций, который последовательно ведет к появлению выбора между двумя решениями, затем четырьмя и т. д.: система начинает колебаться в хаотическом, турбулентном режиме последовательного удвоения возможных значений ее количественных характеристик. (Основы теории бифуркаций были впервые изложены в работах А. Пуанкаре и А. М. Ляпунова.) *Флуктуация* (от лат. *fluctuatio* — колебание) — случайные отклонения от среднего значения физических величин, характеризующих систему из большого числа частиц; вызываются тепловым движением частиц или квантовомеханическими эффектами. Флуктуационно-диссипационная теорема в статистической физике выводится из предположения о том, что отклик системы на малое внешнее воздействие имеет ту же природу, что и отклик на спонтанные флуктуации. Существует прямая связь между флуктуациями в термодинамической системе и её линейным откликом на внешние воздействия. Вблизи бифуркационной точки сильно неравновесная система оказывается особо чувствительной к незначительным флуктуациям (возмущениям) того или иного параметра. Неравновесие в диссипативной нелинейной системе может только усиливаться, и флуктуации становятся «гигантскими».

Так в процессе биологической микроэволюции происходит *видообразование* — это также разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два и более, т. е. это разделение генетически открытой системы (какими являются относительно друг друга популяции внутри вида) на генетически закрытые самодостаточные системы — виды [8]. Например, по побережьям Балтийского и Северного морей живут, не скрещиваясь, два вида крупных чаек: серебристая чайка и клуша-хохотунья. Эти два вида объединены посредством цепи промежуточных подвидов, обитающих в Северной Евразии, с одной стороны, а также в Гренландии и Северной Америке — с другой. Несколько сотен тысяч лет в районе современного Берингова пролива обитала предковая форма этих чаек. Связанный местом обитания с побережьем морей дрейфующих континентов вид разделился. Затем, вследствие миграции, новообразованные виды встретились в ранее упомянутых местах обитания. Из-за отсутствия здесь промежуточных подвидов эти два вида чаек остались генетически изолированными устойчивыми видами.

В Балтийском море, одном из самых бедных по количеству живущих в нем видов, за последние десятилетия эволюция ускорила в десятки раз. Мощные субтропические циклоны последних десятилетий XX в. привели к коренному изменению видового состава в Балтийском море. Доста-

точно высокая степень солености, большое количество кислорода при низких температурах воды, привнесенной в Балтику из Северного моря, привели к доминированию трески (*Gadus morhua*) и крошечного рачка *Pseudocalanus acuspes*. Но, уже начиная примерно с 1996 г., влияние теплых влажных субтропических воздушных масс ослабело, климатические условия вернулись к предыдущим, и вновь изменился видовой состав. Значительно уменьшились популяции трески и рачка, а пустующие экологические ниши заняли прежние виды: европейский шпрот (*Sprattus sprattus*) и копеподы (*Akartia* и *Longicornis diniflagellate*). К 2005 г. температура воды вернулась к значениям 1974 г., соленость тоже постепенно стала повышаться.

Эволюционирующие системы, будь то биосфера Земли, экономика какой-либо страны или Вселенная, развиваются в протоке энергии, частичные потоки которой определяются структурой взаимодействий в данной системе. Проток энергии в виде физических или неких «условных» форм необходим. Характерный вид образующихся диссипативных структур формируется не только количеством поступившей энергии, но и особенностями внутренних связей в системе, канализирующих потоки энергии и определяющих траекторию эволюции системы в целом и ее подсистем. Как правило, в процессе эволюции систем наблюдается цепь бифуркаций, например: геологическая история Земли, разделение Природы на живую и неживую, ветвление филогенетического древа, выделение вида *Homo sapiens*, постадийная социально-экономическая эволюция общества (смена формаций), рост интеллекта человека, глобальные экологические и антропогенные катастрофы и т. д. При этом существует вероятность реализации обеих ветвей траектории развития системы, но в каждой точке бифуркации в определенном пространственно-временном интервале реализуется лишь одна ветвь.

Высшее по биологической значимости проявление развития жизни на Земле — биологическая эволюция — цели не имеет. Имеют место постадийные шаги дарвиновской триады (изменчивость, наследственность, отбор). Таким образом, биологическая эволюция в простейшем изложении сводится к отбору и, главное, закреплению «удачных» флуктуаций, что возможно только в конденсированной среде, обладающей структурной возможностью иметь выделенные степени свободы. Флуктуации в неживой природе не отбираются (например, флуктуации плотности и температуры в газе), и тем более не «запоминаются», поэтому величайшая находка биологической эволюции состоит в их фиксации. А поскольку газовая фаза лишена стабильной пространственной структуры, живые системы принципиально не могут существовать в этой фазе, но могут существовать в многофазных конденсированных средах: жидких, жидко-кристаллических, твердых, макромолекулярных, так как только в них можно обнаружить проявления порядка и симметрии. В открытых системах флуктуации ста-

новятся «гигантскими», когерентными (согласованными во времени), как ячейки Бенара или автоволны Белоусова. Но эти неравновесные диссипативные структуры могут существовать только в протоке энергии. Биологическая эволюция «придумала» (на основе линейных полимеров с детерминированной последовательностью мономеров, нуклеотидов и аминокислот) молекулярные машины двух типов — информационные на базе нуклеиновых кислот и ферментативные на основе белков [9]. Вполне возможно, что обе эти функции на начальных стадиях биологической эволюции выполняли рибонуклеиновые кислоты.

Нуклеиновые кислоты способны участвовать в реализации гигантских флуктуаций (мутаций) как основы изменчивости, и в их закреплении, когда организм, а затем популяция и вид, приобретшие новые качества, успешно адаптируются в изменяющиеся условия окружающей среды. В случае если исходное единичное случайное событие (точечная мутация), которое независимо от непосредственной физической или химической причины, его вызвавшей, проявляется в онтогенезе как удачное эволюционное приобретение, естественный отбор фиксирует в поколениях эту флуктуацию, закрепляя ее как полезную информацию и понижая энтропию всей биологической системы. «Белковые машины» способны эффективно осуществлять транспортные, рецепторные и энергопреобразующие функции в клетках, делая их существенно неравновесными самоорганизующимися системами.

Структуру современной биосферы по форме и по содержанию можно в какой-то мере уподобить филогенетическому дереву: у основания — простейшие, выше, по мере ступенчатого усложнения структур и функций, — многоклеточные. Однако разница между ними — принципиальная. В связи с неопределённостью понятия «сложность организма», отсутствием общепринятого подхода к измерению организованности систем организмов существует много классификаций деления живой материи на уровни. На сегодня наиболее эффективный и перспективный подход идентификации таксономических категорий того или иного ранга (вид, род, семейство) — геномика. Следует отчетливо понимать, что обе интегральные ветвящиеся структуры нельзя представлять как статичные и двумерные: они, как минимум, трехмерные в пространстве (из-за множественных горизонтальных связей) и развивающиеся во времени. Филогенетическое древо отражает траекторию расхождения таксонов во времени, но не отражает их функциональных взаимодействий после ветвлений. В биосфере каждой эпохи структура прямых и обратных связей между подсистемами отражает дуализм всей системы взаимодействий: с одной стороны, это внутри- и межвидовые взаимодействия, взаимодействия между таксономическими категориями всех рангов во всей биосфере, с другой — это пространственно локализованные взаимодействия внутри конкретных экосистем и между ними.

Напомним, что биогеоценоз как сообщество и близкое ему понятие экосистема — это группа организмов разных видов, сопряженных между

собой круговоротом энергии и веществ. Если популяция — элементарная динамическая единица эволюции, то биогеоценоз — фундаментальная единица устойчивой биосферы. Важнейшая особенность этих двух динамических систем состоит в том, что они развиваются в абсолютно разных масштабах времени: эволюция базируется на отборе, а устойчивость биосферы — на адаптации. Иными словами, характерные времена филогенеза и онтогенеза разнятся на многие порядки.

Устойчивость систем — это способность к самосохранению и саморегулированию в пределах, не превышающих пороговых воздействий, и определяется внешним воздействием и изменениями структуры системы. Если значение управляющих параметров меньше критического, то возможно только одно устойчивое состояние системы, а если это значение больше — два состояния. В зависимости от режима состояний любая из ветвей может порождать разветвление, т. е. в критических пороговых точках поведение системы становится неустойчивым, и она способна эволюционировать. Так в неравновесных системах таких состояний может быть множество, а выбор системы определяется свойствами системы и ее чувствительностью к флуктуациям вблизи точки бифуркации. Случайная флуктуация во внешнем потоке часто называется *шумом*. Неоднородность геномов в популяциях, составляющих биоценозы, и внешние воздействия создают тот самый «шум», благодаря которому могут быть превышены пороги стационарной устойчивости. Выбор устойчивой ветви развития экосистемы связан со следующими факторами:

- достаточностью жизненного пространства (объем или площадь, которые обеспечивают каждый организм всеми необходимыми ему ресурсами);
- разнообразием видового состава (чем он богаче, тем насыщеннее цепи питания и, следовательно, устойчивее круговорот веществ);
- многообразием взаимодействия таксонов, что также поддерживает прочность трофических отношений;
- средообразующими свойствами таксонов.

Согласно представлениям синергетики, развитие динамических самоорганизующихся систем происходит под влиянием аттрактора, а развитие сложной системы сопровождается переходами между несколькими аттракторами, разделенными энергетическими барьерами, для преодоления которых системе необходимо выйти из стационарного состояния.

Аттрактор (англ. *attract* — привлекать, притягивать) — множество состояний (точек фазового пространства) динамической системы, к которым она стремится с течением времени. Аттрактор — точка устойчивого равновесия или устойчивый режим в диссипативной нелинейной системе с затухающими колебаниями, поддерживаемыми за счет внутреннего или внешнего источника энергии. Непредсказуемость траектории в детермини-

рованных динамических системах называют *динамическим хаосом*, отличая его от *стохастического хаоса*, возникающего в стохастических динамических системах. (Это явление называют «эффектом бабочки»: слабые турбулентности, вызванные взмахом крыльев бабочки в одной точке планеты, могут вызвать мощное торнадо на другой её стороне вследствие многократного их усиления в термодинамически неравновесной атмосфере.)

Всякое изменение состояния физико-химических и биологических систем связано с изменением их пространственно-временных характеристик, причем процессы в них могут протекать или спонтанно (самопроизвольно), или за счет сопряжения энергодонорных и энергоакцепторных процессов или же регулироваться устройством самой системы, но всегда в рамках обсуждавшихся нами принципов самоорганизации.

Устойчивое состояние и развитие живых систем обеспечивается тремя уровнями самоорганизации: гомеостаз, адаптация, эволюция.

Каждый уровень имеет свою систему обратных связей в трех существенно различных масштабах времени. Характерные времена для процессов, обеспечивающих гомеостаз, как минимум, на порядки меньше времени существования организма или биоценоза. Поддержание гомеостаза имеет целью сохранение постоянства каких-либо параметров системы. Характерные времена адаптации сравнимы с временами существования организма или биоценоза. Адаптация имеет целью подстройку (перестройку) организма или биоценоза к изменяющимся условиям среды для оптимального развития. Обе эти системы имеют цель, которую отслеживают с помощью обратных связей.

В любой экосистеме каждый вид обладает потенциалом экспоненциального увеличения своей численности, однако эта тенденция находится под контролем различных уравнивающих взаимодействий внутри самой системы. Экспоненциальное нарастание может произойти только в случае серьезных нарушений в экосистеме. Тогда некоторые растения превращаются в «сорняки», некоторые животные — во «вредителей», а некоторые виды просто истребляются — и вот уже под угрозой оказывается равновесие всей системы.

Вместе с тем управляющее решение, «принимаемое» биологической системой для компенсации внешнего воздействия, продуктивно только в линейной области. Это в случае, если система «отрабатывает» ситуацию лишь во множестве тех параметров, которые регулирует организм или общество. Устойчивость экосистемы может существенно возрасти, к примеру, если во времени она будет реализовываться через пространственные перераспределения ее компонентов. Пороговые эффекты, за которыми лежит деградация системы, осуществляются посредством перехода в другую систему переменных — введением новых степеней свободы.

Иными словами, устойчивость пространственно неоднородной распределенной системы выше, чем однородной, или сосредоточенной.

3.2.4. Активные среды как «почва» для процессов самоорганизации

Жизнь — это способ существования активных сред.

А. Н. Заикин

Общим методологическим принципом, объединяющим природные процессы самоорганизации и пространство человеческой деятельности в ноосфере, могут служить представления об автоволновой самоорганизации в активных средах. Многие достижения последних лет в области физики, химии, биологии, экологии, медицины и других наук явным или неявным образом связаны с представлениями об *активных средах*, способных к пространственно-временной самоорганизации. Эти представления позволили создать модели, описывающие такие несхожие процессы, как работа лазеров, периодические химические реакции, распространение волн кристаллизации в переохлажденных жидкостях, распространение нервного импульса, свертывание крови, взаимодействие популяций, распространение эпидемий и т. д. В целом данный подход не должен быть обязательно тесно связан с рассмотрением физической основы систем, но призван отражать общую синергетическую природу их поведения.

Сначала расскажем о точечных и распределенных, пассивных и активных средах, и далее о самоорганизации в активных средах.

Если в какой-то области пространства протекает некий процесс со своим характерным временем (это может быть, к примеру, время смены поколений бактерий в биореакторе или производственный процесс), между соседними областями происходит перенос компонентов или продуктов процесса. Если характерное время основного процесса значительно больше времени переноса, то мы имеем дело с *сосредоточенной, или точечной, системой*. Процессы в такой системе синхронны (синфазны). Со стороны она выглядит как единое целое, хотя в ней могут происходить непостоянные во времени процессы, например колебательные. Когда же времена переноса сопоставимы с характерными временами самих процессов или превышают их, система становится *распределенной*.

Сосредоточенные или точечные динамические системы моделируются конечным числом обыкновенных дифференциальных уравнений. Они описываются с помощью конечномерного фазового пространства и характеризуются конечным числом степеней свободы. Одна и та же система в различных условиях может рассматриваться как сосредоточенная или как распределенная. Математические модели распределенных систем — это дифференциальные уравнения в частных производных, интегральные уравнения или обыкновенные уравнения с запаздывающим аргументом. Число степеней свободы распределенной системы бесконечно, и требуется бесконечное число данных для определения ее состояния. В терминах теории

колебаний колебательную систему можно рассматривать как сосредоточенную, если соответствующие длины волн существенно превышают ее геометрические размеры. При соизмеримости геометрических размеров и длин волн система рассматривается как распределенная.

Распределенные системы являются *пассивной средой*, в которой перенос массы или какого-либо возмущения, к примеру волны, осуществляется из определенной точки (точек) и оттуда же питается энергией. Сама же среда пассивно относится к переносу, не поддерживая его энергией.

Значительное число биологических объектов, биоценозы, экосистемы, а также социальную сферу общества можно рассматривать в качестве иерархий сопряженных протяженных систем, каждая из которых является *активной средой*, поддерживающей энергией развитие происходящих в ней процессов на всем ее пространстве.

Активная среда — точечная или распределенная система, для которой применимо описание в терминах «реакция — диффузия»:

- Наличие распределенного источника свободной энергии (внутреннего ресурса или внешнего притока), способного питать идущие в системе процессы в каждой точке пространства.
- Нелинейное взаимодействие соседствующих элементов.
- Наличие различных динамических режимов: регулярных автоколебательных и автоволновых, а также нерегулярных — хаотических.
- В точечной (сосредоточенной) активной среде характерные времена переноса между элементами системы существенно меньше характерных времен локальных процессов, в распределенных системах — наоборот. Точечные системы могут находиться в автоколебательных режимах, распределенные — в автоволновых.

В однородной среде скорость распространения, длина и форма автоволны постоянны и не зависят от начальных и граничных условий. Для автоволн не реализуется принцип суперпозиции (отражения, интерференции), так как за ними всегда имеется рефрактерная зона восстановления исходных свойств активной среды.

Термодинамически неравновесная активная среда содержит распределенный источник или запас энергии. Ресурс может быть однократным или возобновляемым. В активных средах, если это точечные (однородные по пространству) системы, могут возникать колебательные режимы, а в распределенных системах могут распространяться незатухающие возмущения — волны активности, автоволны. *Автоволновой* называется динамическая система, преобразующая энергию распределенного источника в энергию незатухающих распространяющихся колебаний, причем основные характеристики установившихся в однородном пространстве колебаний (амплитуда, частота, форма волны) определяются параметрами системы

и в определенных пределах не зависят от выбора начального состояния. Энергия автоволны не переносится, а высвобождается. Автоволны — яркий пример диссипативной структуры, имеющий, как мы увидим ниже, непосредственное отношение к самоорганизации в экосистемах.

Распространение автоволн в распределенной активной среде хорошо известно в науке. Так бежит фронт горения высушенной травы в степи (однократный ресурс, ежегодно возобновляемый), так бежит волна кристаллизации в переохлажденной жидкости, волна излучения в лазере, так распространяется нервный импульс, волна эпидемии, где «ресурсом» служим мы сами. Процесс свертывания крови и перистальтика кишечника также относятся к автоволновым явлениям. Пример трехмерной активной среды, в которой возникают электрические и механические автоволны, — сердечная мышца. Как правило, мы не осознаем, что живем в мире активных сред. Распространение слухов, развитие автомобильных пробок, лавинные срывы в энергосетях — типичные автоволновые процессы.

Изменение внутреннего состояния экосистемы — активной среды, определяемое звеньями (сетями) прямых и обратных (положительных и отрицательных) связей, приводит к неустойчивому состоянию неравновесной системы, что вызывает динамический процесс самоорганизации — появление новой структуры.

Основой процессов самоорганизации в активных средах является возможность возникновения в них автоколебательных и автоволновых режимов, приводящих к эволюционированию систем, их пространственно-временной регуляризации.

Наиболее известный пример, который позволяет выделить характерные режимы пространственно-временного поведения активной среды, — колебательная химическая реакция Белоусова—Жаботинского [10]. (Б. Н. Белоусов открыл эту уникальную реакцию, а А. М. Жаботинский исследовал ее механизмы). Эта многостадийная «цветная» реакция по своей природе такова, что в каждой точке реактора происходят самопроизвольные колебания концентраций промежуточных продуктов, сопровождающиеся изменением цвета раствора. Если весь объем реактора быстро перемешивается, система ведет себя как точечная — осцилляторы связаны перемешиванием. В этом случае во всем объеме наблюдаются синфазные самоподдерживающиеся осцилляции — *автоколебания* — раствор периодически изменяет цвет.

При отсутствии перемешивания в тонком слое жидкости система становится распределенной — двумерной активной средой, в которой точечные осцилляторы последовательно взаимодействуют друг с другом, что в однородной среде сопровождается появлением распространяющихся концентрических цветных пространственных структур — *автоволн* (рис. 3.4 а). Эти кольцевые (концентрические) волны распространяются вокруг так называемых *водители ритма* — спонтанно возникающих на неоднородно-

стях (флуктуациях) центров колебаний. *Концентрическими* называются круговые волны, следующие друг за другом из одного центра — периодически колеблющегося точечного водителя ритма. Далее вступает в процесс усиления флуктуаций в активной среде явление *автокатализа*. Распространяющиеся в пространстве волны промежуточных стадий реакции характеризуются изменением концентраций промежуточных продуктов и формируют *концентрационные* автоволны.

Распространяясь, автоволны не изменяют своей амплитуды, как это бывает с волнами в пассивной среде, где они затухают (как, например, звуки в воздухе). Автоволны не проходят друг сквозь друга, а аннигилируют при столкновении (за автоволной находится рефрактерная зона, где активная среда восстанавливает свой ресурс). *Водитель ритма* с самой высокой собственной частотой постепенно «съедает» всех своих конкурентов, захватывая их «территорию», и вытягивает всю систему в работу со своей частотой вплоть до полного истощения запаса свободной энергии в системе. Это — пример конкуренции в эволюционирующей заведомо неживой системе.

Биоэкологической аналогией «белоусовской» физико-химической системы могут служить концентрические кольца, образуемые лишайниками (рис. 3.4 б). Концентричность распределения лишайников при их распространении вызвана истощением питательных веществ и их последующей регенерацией на субстрате. Известен аналогичный пример распространения популяционных автоволн — «ведьмин круг», когда грибы в незатоптанном лесу растут концентрическими окружностями.

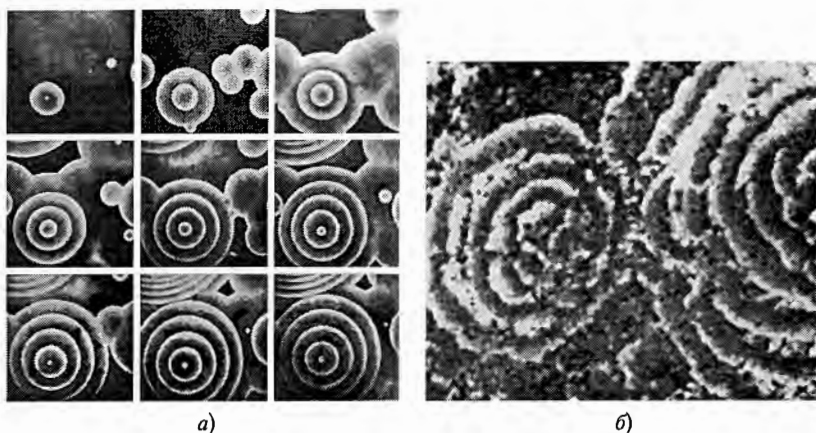


Рис. 3.4. Концентрические автоволны:

а — концентрические концентрационные волны, возникающие вокруг «водителей ритма» в ходе реакции Белоусова—Жаботинского (фотографии сделаны А. М. Жаботинским, А. Н. Заикиным, В. А. Вавилиным); б — концентрические кольца, образуемые лишайником *Parmelia centrifuga* (фотография сделана С. С. Шнолем)

Мы упоминали о том, что распространяющийся фронт горения сухой травы относится к классу автоволн, но и рост самой травы может иметь ярко выраженный волновой характер. Так в природе наблюдались травяные кольца и дуги, возникающие на склонах перевыпасных пастбищ с уплотненной и истощенной почвой. Кольца по размерам всегда меньше дуг. Дуги направлены вверх по склону выпуклыми сторонами и, как правило, представлены большим массивом дернины, чем кольца. По весне это ярко-зеленые кольца и дуги на бледном фоне размером от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров. Это плотная дернина злака в окружении прочих трав, растущих менее плотно. Внешняя сторона фронта более четко очерчена, чем внутренняя, т. е. граница дернины снаружи более резкая, чем внутри дуги [11].

В неоднородных активных средах или при внешних возмущениях происходит искажение волнового фронта, возможен его разрыв, возникновение и размножение спиральных автоволн, иначе, «ревербераторов». Отметим, что спиральные автоволны развивают максимально возможную скорость при распространении, вследствие чего не имеют возможности «захватывать» соседние спиральные зоны за счет опережения соседей. Ревербераторы представляют собой сочетание право- и левозакрученных спиралей или вложение нескольких спиралей (рис. 3.5).

На электронно-микроскопических фотографиях среза аксоподии (мембранного выроста) одноклеточного обитателя наших водоемов — солнечника *Actinosphaerium eichhorni* — можно увидеть двойную вложенную спираль, образованную микротрубочками. Здесь мы видим уже генетически фиксированный результат автоволнового формирования аксоподии (рис. 3.6 а).

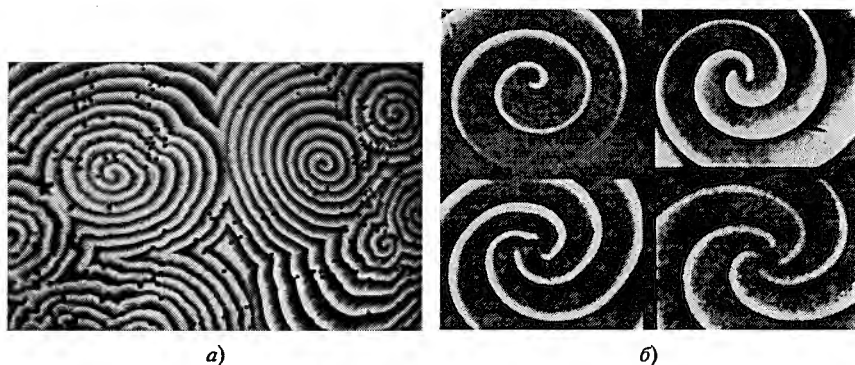


Рис. 3.5. Примеры спиральной организации автоволн в реакции Белоусова: а — спиральные автоволны («ревербераторы») первого порядка, возникающие в неоднородных средах или под воздействием внешних возмущений; б — спиральные концентрационные волны высших порядков (фотографии сделаны А. М. Жаботинским, А. Н. Заикиным, В. А. Вавилиным)

Известен пример спиральной автоволновой самоорганизации миксамеб — так называемых «социальных» амёб *Dictyostelium discoideum*, объединяющихся в определенной фазе жизненного цикла в единый организм под действием специфического аттрактанта цАМФ, выделяемого отдельными клетками (рис. 3.6 б). Жизненный цикл миксамеб, живущих в почвах, состоит из следующих стадий: споры, автономные амёбы, колония амёб, плодовое тело. Питаются миксамебы только в амёбоидной стадии. В это время амёбы рассредоточены по субстрату. При осеннем истощении корма амёбы образуют колонию. Внешне это выглядит так. Вокруг места будущей колонии возникают концентрические волны амёб,двигающихся к центру с периодом в несколько минут. Механизм образования колонии следующий. Голодающие амёбы начинают продуцировать циклическую АМФ (цАМФ). Другие амёбы, получившие сигнал в виде цАМФ, начинают перемещаться по градиенту ее концентрации и сами продуцировать цАМФ, а также продуцировать фосфодиэстеразу — разрушитель цАМФ. В результате случайных флуктуаций концентрации цАМФ возникают первичные сгущения амёб, одно из которых становится центром будущей колонии. Концентрация цАМФ пропорциональна размеру сгущения. Так как амёбы движутся по градиенту концентрации, то перед нами система с положительной обратной связью. Сгущение, образовавшееся из первичной флуктуации концентрации цАМФ, разрастается, образуется колония. Взаимодействие цАМФ с фосфодиэстеразой при определенных параметрах системы приводит к незатухающим колебаниям концентраций реагентов вокруг

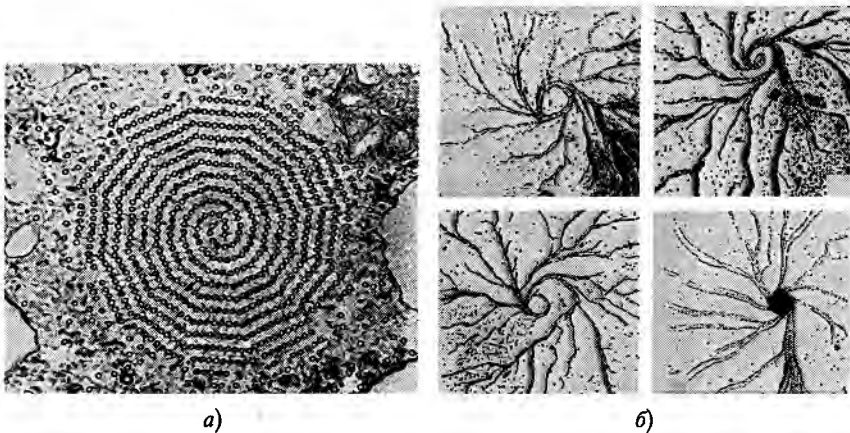


Рис. 3.6. Спиральные биологические структуры:

а — поперечный разрез аксоподии солнечника *Actinosphaerium eichhorni*; микротубулы на поперечном срезе образуют две вложенные спирали; б — аттракторы разных порядков, образующиеся при агрегации слизевика *Dictyostelium discoideum*

точки неустойчивого равновесия. Это и определяет появление волн движения амёб. Сформировавшаяся колония перемещается как целое в поисках подходящего субстрата и, найдя его, формирует плодовое тело, на котором образуются спорангии и созревают мириады спор. Таким образом, при образовании колонии миксомицетов, формировании плодового тела у микса-мёб *Dictyostelium discoideum* мы видим, как в результате самоорганизации появляется пространственно-временная структура.

Схематически путь самоорганизации таков: флуктуация — локальное разрастание флуктуации до размеров «гигантской» за счет протока энергии — формирование локального образования, объединяющегося с другими в структуру.

На рисунке 3.7 представлена фотография яблока, пораженного плодовой гнилью, или монилиозом яблони, биотрофом. Гриб зимует на зараженных плодах в виде мицелия или склероциями. В конце апреля — начале мая из склероциев вырастают апотеции, продуцирующие аскоспоры, которые являются источником весеннего заражения растений. Первыми заболевают только что распутившиеся листья яблони. С помощью ветра, дождя или насекомых конидии попадают на молодые и зрелые плоды, вызывая небольшие пятна бурого цвета, которые впоследствии охватывают всю поверхность. Мякоть пораженного плода постепенно размягчается, буреет, но остается сочной, на вкус сладковатая со спиртовым привкусом. На 8–10 день с момента заражения на поверхности образуются серовато-желтого цвета плотные подушечки конидиального спороношения гриба (спородохии), расположенные концентрическими кругами.

Концентрическое расположение спородохий на пораженных плодах садоводам давно известно, однако в научной литературе до сих пор не обсуждалось, что упомянутые круги являются автоволнами, распространяю-



Рис. 3.7. Автоволны плодовой гнили.
Монилиоз яблони — *Monilia fructigena* (фото В. Твердислова)

щимися при поглощении грибом питательных веществ. Водителями ритма служат дефекты на коже яблока. За автоволной, как обычно, следует рефрактерная зона. Все происходит точно так же, как и при автоволновом образовании «ведьминых кругов» грибницами белых грибов или мухоморов в лесу или на опушках леса.

Приведем примеры связи поведения отдельных особей и всей популяции с позиций теории самоорганизации: рассмотрим ряд коллективных биосоциальных явлений, например закладку термитника. На первой стадии закладки основания гнезда термиты на выбранное место приносят и беспорядочно разбрасывают комочки земли. Каждый комочек пропитан гормоном, привлекающим других термитов. Случайное надпороговое скопление комочков, возникающее в какой-либо точке, создает флуктуацию концентрации гормона. Возросшая плотность термитов в окрестности этой точки приводит к нарастанию флуктуации. Поскольку число термитов в окрестности точки увеличивается, постольку вероятность сбрасывания ими комочков земли в этом месте возрастает, что в свою очередь приводит к увеличению концентрации гормона-аттрактанта. Так воздвигаются «опоры» (центры разрастания термитников), расстояние между которыми определяется радиусом распространения гормона.

Другой пример — заворачивание листа муравьями-ткачами. Первая стадия сшивания листа у муравьев-ткачей заключается в сворачивании листа пополам. Выбор места приложения усилий на кромке заворачиваемого листа происходит следующим образом. Первоначально муравьи беспорядочно хватаются за случайно выбранные места кромки листа и пытаются загнуть их. Те участки кромки, которые удается загнуть, более других привлекают к себе менее удачливых работников. В результате этого муравьи перераспределяются, оказываются в конечном итоге у какого-либо одного участка листа и вместе заворачивают его. «Первичной флуктуацией» в этом случае служит случайный успех одиночного муравья или небольшого коллектива муравьев, оказавшихся рядом.

Еще пример — образование скоплений личинок жука *Dendroctonus micans*. Личинки, питающиеся древесиной, ведут себя следующим образом: в первых, испускают феромон с частотой, зависящей от степени их сытости, и, во-вторых, перемещаются по градиенту концентрации феромона, если концентрация превышает некоторую пороговую. Если личинок распределить случайно по какой-либо однородной поверхности (например, стеклу), то такое их поведение приведет к тому, что случайные возрастания локальной плотности личинок приведут к формированию скоплений. Чем выше локальная плотность личинок в данной области, тем выше градиент концентрации феромона и тем сильнее тенденция других личинок к сползанию в места скоплений. Конечная величина скоплений определяется средней плотностью популяции личинок в данном месте. Таким образом, и в этом примере в первично однородной системе (личинки распределены случайно) на основе автокаталитического механизма спонтанно возникает структура — скопление.

По своей природе и в соответствии с принятыми определениями биогеоценозы следует рассматривать как активные среды. В качестве конкретного примера экологической автоволновой системы рассмотрим систему почвенных биоценозов на уровне трофических (пищевых) цепей (сетей) [12]. По сравнению с атмосферой и водами суши почва как часть окружающей среды гораздо более уязвима в отношении антропогенных воздействий, что обусловлено гетерогенностью ее физико-химической структуры и многочисленностью процессов, ответственных за перемещение различных веществ. Это обстоятельство определяет актуальность теоретического изучения почвенных систем и в то же время заметно усложняет задачу моделирования.

Основной результат, которого ожидают от моделей почвы, должен представлять собой анализ:

- характерных пространственных и временных масштабов распространения поллютантов и процессов самоочищения для локальной области с заданными физико-химическими свойствами;
- возможностей существования в почве тех или иных типов динамического поведения;
- рекомендаций по восстановлению исходного состояния данного почвенного биогеоценоза.

Относительно регенерации поврежденных почв можно добавить следующее соображение. Целенаправленное добавление в поврежденные почвы колоний выпавших звеньев редуцентов может быть локальным, поскольку автоволновое поведение трофической сети позволит охватить «лечением» все почвенное тело данного биоценоза.

Таким образом, активные среды являются биофизической основой процессов самоорганизации в биосфере, проявляющихся в образовании регулярных динамических структур в сложных системах и характеризующихся устойчивыми или же неустойчивыми режимами развития. Данный подход носит общий характер и объединяет описание пространственно-временной эволюции распределенных открытых экосистем (физических, химических, биологических, экологических, социоэкономических). В схематизированном представлении ноосфера включает как минимум три сопряженные обратными связями активные среды: гео-, био-, социосферу. И если на базовом геосферном уровне соседствующие локальные трансформаторы энергии в активной среде напрямую связаны процессами преобразования энергии и вещества (типа автокатализа), то на социальном уровне взаимодействие энергопреобразующих подсистем обусловлено преимущественно «низкоэнергетическими» информационными связями (при этом зона их взаимодействия существенно увеличивается, а времена сокращаются). На биосферном уровне взаимодействия носят смешанный характер (есть трофические цепи, но есть и сигнальные взаимодействия).

3.2.5. Самоорганизация: симметрия и асимметрия как этап и как итог

Присущая явлениям симметрия — это максимальная симметрия, совместимая с существованием явления. Определенные элементы симметрии могут сосуществовать с определенными явлениями, но они не являются необходимыми; необходимо лишь отсутствие определенных элементов симметрии. Именно асимметрия создает явление.

П. Кюри

Многие принципиальные достижения биофизики последних десятилетий связаны с представлениями об автоволновой самоорганизации в активных средах, формирующихся симметриях и молекулярных машинах, что имеет самое непосредственное отношение к проблемам эволюции и экологии:

1. Среда с распределенным ресурсом энергии и сцепленным сетью обратных связей континуумом нелинейных трансформаторов энергии формирует диссипативную автоволновую структуру с новыми выделенными степенями свободы. Активная среда «умеет» создать начинающуюся с флуктуаций упорядоченную пространственно-временную структуру с пониженным, относительно исходного, рангом симметрии. Это — первый тип самоорганизации. Неживая природа «не умеет» сохранить подобные находки за исключением одного случая, когда благодаря уникальному, но закономерному стечению обстоятельств произошел необратимый скачок — появились предшественники живых клеток (см. главу 4) [13]. Самоорганизуется среда, в которой спонтанные процессы развиваются во времени и пространстве по типу автокатализа, а локальные трансформаторы энергии имеют «первичный» характер и не обладают фиксированной конструкцией.
2. Сформировавшиеся в ходе биологической эволюции макромолекулярные структуры — молекулярные машины — обрели способность «запоминать» удачные приспособления и процессы, создавая и распознавая необходимую для этого информацию. Этот второй тип самоорганизации основан на наличии выделенных степеней свободы и направлен на «осмысленное» канализирование процессов сопряженного преобразования вещества, энергии и информации. На этом уровне иерархии самоорганизующихся систем активная среда приобретает совершенно новые качества, связанные с некоторой автономией элементарных ячеек и особенностями их взаимодействия.
3. Проходя череду уровней самоорганизации, бифуркаций и отборов природные системы усложняются, причем одним из важных признаков усложнения служит понижение ранга симметрии, что, как известно, произошло при возникновении сначала молекулярных машин, затем — кле-

ток и так далее... В системах, обладающих симметрией, появляется анизотропия, т. е. основа формирования выделенных степеней свободы [14].

В живой и неживой природе встречаются структуры, обладающие правильной или почти правильной симметрией. Они возникли в фазовом пространстве динамических систем в процессах самоорганизации или в координатном пространстве физических полей и гидродинамических течений в результате реализации природой некоторых алгоритмов, реализующих общие законы, присущие эволюционирующим системам. Два основных алгоритма можно охарактеризовать следующим образом [15]:

1. Возникающие симметричные структуры являются «проходными», отражающими определенные этапы развития распределенной открытой системы.
2. Образовавшиеся симметричные макроструктуры (морфологические для отдельных организмов или топологические для экологических структур) обрели функциональную значимость, обеспечивая эффективное и стабильное существование в биоценозе. В подобных случаях успешная пространственно-детерминированная эволюционная «находка» закреплялась как основа для дальнейших адаптационных подстроек.

Нелинейность систем, удаленных от состояния термодинамического равновесия, проявляется не только в особенностях развития таких систем во времени, но и в особенностях эволюции их пространственной структуры. В соответствии с принципом симметрии Кюри—Пригожина симметрия и асимметрия выступают как проявления самоорганизации:

В линейной области необратимые процессы сопрягаются в соответствии со своим тензорным рангом: скалярный (изотропный) процесс сопрягается только со скалярным, векторный — с векторным. Внешние воздействия, вызывающие различные явления в макроскопической системе, не могут обладать более высокой симметрией, чем порождаемый ими процесс [6].

Изотропный процесс (например, экзотермическая химическая реакция в гомогенной среде) не может вызвать направленного переноса теплоты или каких-либо компонентов среды. Другими словами, не все процессы в линейной области могут сопрягаться. Но в нелинейной области этот принцип неприменим, так как в ней может произойти «потеря симметрии» или самопроизвольное возникновение пространственных структур, имеющих выделенные направления в исходно однородной среде, т. е. допустимо сопряжение процессов разного ранга.

Вообще же идеи симметрии пронизывают космогонические представления всех времен и народов. В значительной степени это относится и к современным теориям происхождения Вселенной [16–18]. Согласно принятым (заведомо не всеобщим и не окончательным) представлениям, возраст Вселенной составляет 13,7 млрд лет, её размер — 158 млрд световых лет.

Складывается интуитивное ощущение, что в гармоничной Вселенной разворачивается соответствующая ее масштабам *гигамашина*, которая, подобно рукотворным макроскопическим и природным биологическим микроскопическим машинам (молекулярным моторам), преобразует свободную энергию в полезную работу. «Полезная работа» является полезной с точки зрения человека, и для Вселенной это — формирование устойчиво эволюционирующей биосферы, венцом которой становится ноосфера — мыслящая саморегулируемая биосфера. Земля — тому пример. Эволюция Вселенной, в сущности, есть диссипативный процесс с образованием регулярных диссипативных структур. В распределенных диссипативных системах это особенно заметно по возникновению симметричных структур. Однако такие структуры неустойчивы и стабильны лишь в потоке энергии.

В основу развиваемого авторами подхода положен общий физический принцип формирования закономерностей эволюции Вселенной и Жизни на Земле через череду возникновений и нарушений новых симметричных и асимметричных состояний сложных систем. Диалектическая дилемма симметрия/асимметрия выступает как проявление единства формы и содержания в процессах самоорганизации. Независимо от завершенности теории возникновения Вселенной можно считать, что основные законы физики — законы сохранения — отражают различные виды симметрии в Природе.

Симметрии, выражающие свойство пространства и времени, относят к *геометрической форме симметрии*: однородность пространства и времени, изотропность пространства, пространственная четность, эквивалентность инерциальных систем отсчета. Симметрии, непосредственно не связанные со свойствами пространства и времени, выражающие свойства определенных физических взаимодействий, относят к *динамической форме симметрии*. Динамические симметрии возникают, когда рассматриваются преобразования, включающие переходы между состояниями системы с различными энергиями. Примерами динамических симметрий являются симметрии электрического заряда. Эмми Нётер (1918) показала, что за каждым из законов сохранения стоит определенная симметрия. Каждая симметрия обеспечивает конкретный закон сохранения [19]. Закон сохранения энергии связан с однородностью времени; закон сохранения импульса — с однородностью пространства; закон сохранения момента импульса — с симметрией относительно поворотов; закон сохранения четности — с зеркальной симметрией...

Для всех явлений природы, кроме слабых взаимодействий, существует зарядовая симметрия: законы природы не изменяются, если все электрические заряды заменить на обратные. При этом изменяются на обратные и другие величины, о которых речь пойдет чуть ниже. Были предсказаны и обнаружены античастицы — позитрон, антипротон, антинейтрон и т. д. Из них можно составить ядро антиэлемента. Если к такому ядру, заряженному отрицательно, прибавить позитроны, получится антиатом, из антиатомов — антивещество с теми же свойствами, что и обычное вещество.

После опытов, связанных с нарушением зеркальной симметрии при бета-распаде, теорию зарядовой симметрии пришлось уточнять. Вместо нее введена зарядово-зеркальная симметрия: законы природы не изменятся, если все заряды в мире заменить на обратные и одновременно произвести зеркальное отражение нашего мира.

Устойчивость в микромире базируется на СРТ-симметрии: процессы в природе не меняются (симметричны) при одновременном проведении трех преобразований: переходе от частиц к античастицам (зарядовое сопряжение, C), зеркальном отражении (пространственная инверсия, P) и замене времени t на $-t$ (обращение времени, T), что следует из основных принципов квантовой теории поля [17]. Макромир нарушает симметрию времени, создавая, в представлениях статистической термодинамики, «стрелу времени» [6].

Черета симметрий определила траекторию эволюции Вселенной в границах законов сохранения.

Мы высказываем предположение о том, что подобной же исходной точкой сингулярности, характеризующейся высшей степенью симметрии, явился начальный этап формирования Жизни на Земле. По-видимому, последовательная смена симметрий в сопряженных нелинейных физико-химических процессах на добиологической стадии эволюции предопределила ее дальнейшую биологическую направленность [18, 13].

За двадцать лет до того, как физики задумались о нарушениях симметрии и однородности в микромире, В. И. Вернадский писал: «Пространство-время глубоко неоднородно, и явления симметрии могут в нем проявляться только в ограниченных участках» [20]. Существенным образом это касается живых систем в «косном» окружении. Дискретные, устойчивые, термодинамически неравновесные (проточные), симметричные и асимметричные по составляющим их классам «частиц» системы широко представлены в мире живого. Создавая «живое», Природа, не мудрствуя лукаво, «использовала» все три измерения декартова пространства с различными рангами симметрии для обретения устойчивого развития организмов, популяций, биоценозов и всей биосферы на пути прогрессивной эволюции. В начале пути были две фундаментальные биологические асимметрии — геометрическая и динамическая соответственно: молекулярная — хиральная и клеточная — ионная. Первая из них предполагает неравновесность в хиральном дуализме «левых» и «правых» изомеров углеродных соединений, вторая — зеркальную инверсию распределения основных катионов между дискретными единицами живого, клетками, и окружающей водной средой. Дискретность связана с гомеостазом клеток и возможностью их участия в эволюционном отборе, неравновесность, в первую очередь, — с зарядами растворенных в воде ионов, структурная геометрическая асимметрия — с существованием зеркально-симметричных изомеров органических соединений. С этого биосфера начала свой путь по траектории устойчивого развития.

Исучая закономерности развития во времени или пространстве объектов неживой и, особенно, живой природы, люди стараются отразить её в геометрически или алгебраически наглядных математических понятиях, таких как цикличность, симметрия, когерентность, золотое сечение, ряды Фибоначчи, фрактальность, паркеты и т. д. Однако строгой цикличности или симметрии, как и точных многомасштабных самоподобий или прецизионной упаковки в пропорциях золотого сечения на макроскопическом уровне в живой природе не существует. Всё есть, но все — приблизительно. Математические образы классифицируют объекты или отражают траектории развития Живого.

В неживой природе высокой степенью упорядоченности обладают кристаллы в масштабах от атомно-молекулярного до макроскопического уровня, но подобные структуры единообразны и статичны. В своей знаменитой книге, написанной в 1943 г. и во многом способствовавшей становлению современной теоретической биофизики, Э. Шрёдингер пишет: *«Наука более существенную часть живой клетки (хромосомную нить. — В. Т.) можно с полным основанием назвать аperiodическим кристаллом. В физике мы до сих пор имели дело только с периодическими кристаллами. Для физика периодические кристаллы являются весьма интересными и сложными объектами; они составляют одну из наиболее очаровательных и сложных структур, которыми неодушевленная природа приводит в замешательство интеллект физика. Однако по сравнению с аperiodическими кристаллами они кажутся несколько элементарными и скучными. Различие в структуре здесь такое же, как между обычными обоями, на которых один и тот же рисунок повторяется с правильной периодичностью, и шедевром вышивки, скажем, рафаэлевским гобеленом, который повторяет сложный, последовательный и полный замысла рисунок, начертанный великим мастером». И далее: «...я думаю, надо немного слов, чтобы определить сходство между часовым механизмом и организмом. Оно просто и исключительно сводится к тому, что в основе последнего лежит твердое тело — аperiodический кристалл, образующий наследственное вещество, не подверженное воздействию беспорядочного теплового движения» [21].*

Более того, клетки обладают регенеративными ферментативными системами и умеют поддерживать необходимый динамический порядок на молекулярном уровне, в тех самых аperiodических кристаллах. В наше время говорить о твердотельной основе живой материи в буквальном смысле неправомерно хотя бы по той причине, что только конденсированная жидкокристаллическая фаза может обеспечить функционирование реакционно-диффузионной среды, способной осуществлять метаболические процессы, а также процессы биосинтеза и регенерации. Помимо этого, водно-полимерная среда позволяет реализовать два главных физических механизма, обеспечивающих функционирование биологических систем: автоволновую самоорганизацию в распределенных активных средах и работу (макро)молекулярных машин.

Процессы конвариантной редупликации и рибосомального биосинтеза, ферментативного катализа и рецепции, основанные на комплементарных взаимодействиях, требуют прецизионности воспроизведения взаимодействующих биополимеров с точностью до координат каждого из атомов. Надмолекулярные структуры, образующиеся вследствие самосборки, подобной высочайшей точностью могут не обладать. Более того, органеллы клеток, сами клетки и более высокие по уровню биологические системы, возникающие в процессах самоорганизации, не требуют для своего функционирования столь высокого, прецизионно точного геометрического исполнения.

Главным этапом перехода от физико-химической эволюции к эволюции биологической был переход от активных сред к молекулярным машинам. Активные среды обладают спонтанной способностью к самоорганизации и с участием автоволн могут формировать выделенные степени свободы, проявляющиеся в образовании симметричных структур. Однако они не способны совершать полезную работу. Молекулярные конструкции, к которым относятся молекулярные машины, также обладают выделенными (квантово)механическими степенями свободы, которые в процессе циклической работы способны не обмениваться энергией с тепловыми степенями свободы [7]. По этой причине и необходима высочайшая точность сборки.

Именно здесь начинается «блочный» принцип биологической эволюции: нуклеиновые кислоты формируются из предзаданных нуклеотидов, полипептидные цепи белков — из аминокислот, возникших в результате химического синтеза. Биологические макромашины высших уровней в каждом конкретном случае составлены ассоциациями молекулярных машин, объединенных процессами самоорганизации и работающими в кооперативном режиме. Здесь уже прецизионная точность сборки не является необходимой, и пространственная регуляция сложных образований может быть не столь точной.

Возникновение живых систем позволило Природе создавать и сохранять «чертежи» основных блоков энергопреобразующих структур и на их основе проектировать конструкции новых, все более специализированных и эффективных машин. Эта библиотека чертежей макромолекулярных белковых конструкций (механизмов), способных совершать полезную работу (машин), и есть геном. Эволюционный процесс циклический и иерархичен. Всякий раз определяемое конструкцией машины и нелинейное по существу сопряжение энергодонорного и энергоакцепторного процессов сопровождалось сменой симметрий в подсистемах и перераспределением потоков энергии по новым выделенным степеням свободы.

В живой природе встречаются структуры, обладающие правильной или почти правильной симметрией. Они возникли в фазовом пространстве динамических систем в процессах самоорганизации или в координатном пространстве физических полей или гидродинамических течений. Такие структуры образовались в результате реализации природой некоторых алгоритмов, реализующих общие законы, присущие эволюционирующим

системам. В одном случае возникающие симметричные структуры являются «проходными», отражающими конкретный этап развития распределенной открытой системы. В определенных условиях эти симметричные макро-структуры (морфологические для отдельных организмов или топологические для экологических структур) становились кинетически заторможенными, обретали функциональную значимость, обеспечивая эффективное и стабильное существование в биоценозе. В подобных случаях успешная пространственно-детерминированная эволюционная «находка» закреплялась генетически как основа для дальнейших адаптационных подстроек. Наличием сохраняющейся череды перестроек можно в самом общем виде объяснить богатство симметрий, встречающихся в объектах живой природы. Действительно, мы имеем тому прямые подтверждения.

На явление биосимметрии обратили внимание ещё в Древней Греции пифагорейцы в рамках развиваемого ими учения о гармонии (V в. до н. э.). В XIX в. появились первые научные работы, посвященные симметрии растений (О. П. Декандоль, О. Браво), животных (Э. Геккель) и биомолекул (Ж. Б. Био, А. Вешан, Л. Пастер). В XX в. появились исследования проблем симметрии в биологических системах (советские учёные В. И. Вернадский, Ю. В. Вульф, В. Н. Беклемишев, В. В. Алпатов, Г. Ф. Гаузе, Б. К. Вайнштейн, В. А. Геодакян, голландский физико-химик Ф. М. Егер, английский кристаллограф Дж. Бернал, немецкий учёный В. Людвиг). Эти работы привели к выделению в 1961 г. особого научного направления — биосимметрии.

Наиболее полной и адекватной на современном этапе нам представляется эволюционная теория асимметризации организмов, мозга и парных органов, сформулированная В. А. Геодакяном в 1993 г. [8]. Теория включила имевшиеся к тому времени системные данные относительно изменений симметрий организмов в ходе биологической эволюции, продолжила и пересмотрела принятые концепции и сформировала новый взгляд на симметрию в индивидуальном развитии и на популяционном уровне.

Известно, что максимальной степенью симметрии обладает бесконечное, изотропное, однородное пространство. Однако в представлениях о дискретных формах живого высшей симметрией обладает сфера. Согласно современным оценкам, первые организмы на Земле, водные одноклеточные, образовавшиеся примерно 3,5 млрд лет назад, обладали максимально возможной симметрией — сферической. Спустя 2,5 млрд лет возник половой процесс, что привело к резкому росту биоразнообразия и практически одновременно появлению многоклеточных, обладающих радиальной симметрией. И последующие 80 млн лет на Земле доминировала разнообразная фауна Венда, характерными чертами которой были многоклеточность, отсутствие скелета, гигантизм и радиальная симметрия. Это были двухслойные дисковидные организмы диаметром до 1,5 м. А доминирующие последние 650–800 млн лет билатерально симметричные организмы (ракообразные, рыбы, млекопитающие, птицы, насекомые) занимали в фауне Венда довольно скромное место.

Организмы сферической, радиальной и билатеральной симметрии сохранились в биосфере и широко распространены в растительном и животном мире. Ранг симметрии в этом ряду закономерно падает, а степень асимметрии и уровень эволюционного прогресса — возрастают.

Теория объясняет с единых позиций многие явления, связанные с асимметрией мозга [22, 23] конечностей [24] и других парных органов животных и человека [25, 26].

В. А. Геодакян пишет, что асимметризация происходила по трем направлениям:

- по оси «верх — низ» — в соответствии с ориентацией гравитационного поля;
- по оси «перед — зад» — в пространстве, когда в ходе эволюции животным потребовалось ориентированное движение (хищники и жертвы), в результате чего в передней части тела оказались главные рецепторы и мозг;
- по оси «левое — правое» — во времени, когда одна сторона или орган становится более «авангардной», а другая — «консервативной».

У триаксиально асимметричных организмов сохраняются две предыдущие асимметрии («верх — низ» и «перед — зад»). Латеральная асимметрия включила две предшествующие (спина — брюхо и нос — хвост). При этом латеральная асимметризация, как и половая дифференциация, идет от низших уровней организации к высшим (функция → орган → организм → популяция).

Доминантность есть форма асимметрии: доминирующее полушарие или орган лучше выполняют свои функции и потому более предпочтительны. Асимметрия непарных органов может быть только морфологической — по их локализации, форме или ориентации; у парных органов возможна дополнительная асимметрия — размеров и функций. Если органы выполняют более одной функции, они могут иметь разное направление в пространстве и степень доминирования. Поэтому элементарной единицей асимметрии является преимущественно функция, а не орган, как принято считать (например, человек может быть по одной функции правой, по другой — частично левой, а по третьей — симметричен). Со значительной долей математической нестрогости, следуя автору теории, можно сказать, что асимметрия органов и организма в целом — векторная сумма асимметрий разных его функций, а популяционная асимметрия — векторная сумма асимметрий численности, дисперсий и латерального диморфизма субпопуляций асимметричных организмов. Таким образом, из четырех уровней асимметрии (функция, орган, организм, популяция) доминантность «в чистом виде» присуща только функциям, остальные асимметрии определяются векторно по числу, направлению и степени доминантности их функций.

Эволюционная асимметрия, теория пола и половых хромосом основаны на принципе сопряженных подсистем, которые эволюционируют асинхронно

но. Асимметрия по оси «левое — правое» связана с асинхронной эволюцией сторон тела. Эволюция мужского пола и левого полушария начинается и кончается раньше, чем соответственно женского пола и правого полушария. Новые функции в филогенезе появляются сначала в генотипе мужского пола, а затем передаются женскому полу, и центры управления функциями (доминирование) появляются сначала в левом полушарии, а затем перемещаются в правое. Критерием локализации функций является их эволюционный возраст: молодые функции управляются левым полушарием, а старые — правым. Этот филогенетический сдвиг во времени создает половой диморфизм в популяции и латеральный диморфизм мозга и тела. Теория позволяет установить связь асимметрий мозга, конечностей и других парных органов с полом, онтогенезом и филогенезом в биологической эволюции.

Полагая справедливым постулат Э. Геккеля о том, что «филогенез отражается на онтогенезе», мы можем отметить череду воспроизводящихся симметрий — возникновение билатеральной (двусторонней) симметрии у зародышей, развивающихся из радиально-симметричных яиц в процессе морфогенеза. Это явление, называемое *симметризацией*, изучено преимущественно у позвоночных животных. Плоскость симметрии, разделяющая зародыш на правую и левую стороны, и одновременно дорсовентральная полярность определяются до начала дробления (осетровые рыбы, земноводные) или в конце периода дробления (акуловые рыбы, птицы, млекопитающие). Исходная яйцеклетка в первом приближении имеет форму шара. Эта симметрия сохраняется на стадии бластулы, когда клетки, возникающие в результате деления, еще не дифференцированы. Далее сферическая симметрия уступает место аксиальной симметрии. На стадии гастролы нарушается и эта симметрия — образуется сагитальная плоскость, отделяющая брюшную полость от спинной. Усложнение системы сопровождается понижением ранга ее симметрии. Существует даже выражение «порядок есть нарушение симметрии» (мы бы сказали: «понижение симметрии»). Действительно, здесь происходит смена ранга симметрии, и можно полагать, что этот акт воспроизводит давний эпизод в биологической эволюции, когда происходило образование многоклеточных организмов.

Вообще же у авторов имеется соображение, что упомянутое выше правило Геккеля имеет существенно более широкое представительство и в неживой, и в живой природе:

Эволюционирующие системы, составляющие иерархию активных сред, вследствие автоволнового типа самоорганизации в своем развитии воспроизводят последовательность типов симметрии, свойственную нижним ступеням.

Особое место в аperiodической структурной организации играет симметрия 5-го порядка, широко распространенная в биологических объектах.

Наличие осей 5-го порядка используется палеонтологами для доказательства биологического (не геологического) происхождения объектов. Ось симметрии 5-го порядка является у мелких организмов своеобразным инструментом для борьбы за существование, страховкой против окаменелости, кристаллизации.

Рентгенограммы даже таких простых организмов, как вирусы, говорят о высокой степени регулярности их структуры и о наличии осей симметрии 5-го порядка. На фотографиях, полученных с помощью электронного микроскопа, можно увидеть, что некоторые разновидности вирусов обладают формой, похожей на правильный многогранник — икосаэдр, т. е. колонии вирусов способны образовывать структуры с симметрией 5-го порядка. В качестве другого примера подобной симметрии можно привести морские звезды. Подобной симметрией обладают также многие другие представители морской флоры и фауны. Причем наряду с пентагональной симметрией встречается также и симметрия более высоких порядков или сосуществование различных типов симметрии.



Рис. 3.8. Раковины моллюсков — аммонитов

Примером природных объектов, обладающих спиральной структурой, являются раковины моллюсков — аммонитов (рис. 3.8). Раковины брюхоногих моллюсков хиральны: у более 90 % таксонов их оси образуют правую спираль [27, 28]. Левоспиральные раковины встречаются у мутантов, иногда у целых популяций правоспиральных видов, кроме того, существуют и левоспиральные виды, роды и даже семейства. Смешанные популяции должны быть неустойчивы, поскольку хиральность

раковины определяет и хиральность гениталий, поэтому для хирального меньшинства вероятность успешного спаривания меньше, чем для большинства, и популяция постепенно должна становиться хирально чистой. Такая репродуктивная изоляция особей с разной хиральностью раковины, возможно, является одной из причин возникновения нового вида. Однако в некоторых редких случаях у сухопутных видов, например у подрода *Amphidromus s. str.* и вида *Partula suturalis*, возможны случайные спаривания между особями с разной хиральностью. Это позволяет исследовать генетику хиральной асимметрии у таких улиток.

Диморфные популяции *Partula* в природе встречаются в виде узких клинов между мноморфными популяциями противоположной спиральности. Репродуктивная изоляция зависит и от формы раковины: она практически полная для особей разной хиральности с короткой раковинкой и частичная для особей с длинной раковинкой.

Генетические исследования показали, что хиральность раковины определяется одним локусом в материнском геноме, причем у *Partula* доминирует левоспиральный аллель, а у *Lymnaea* — правоспиральный. Характер наследования хиральности таков, что нет корреляции между хиральностью, закодированной в соответствующем локусе генома улитки, и реальной хиральностью ее раковины. Фенотип животного контролируется не его собственным генотипом, а генотипом его матери.

При спаривании особей *Partula suturalis* с разной хиральностью первое поколение F_1 наследовало хиральность «матери» (эти улитки — гермафродиты, поэтому материнский организм — тот, который предоставил яйцеклетку). При скрещивании особей F_1 между собой все потомство F_2 имело левоспиральные раковины независимо от хиральности родителей. Собственные генотипы поколения F_2 , возможно, подразделялись в классическом менделевском соотношении 3 : 1, но это не проявилось в их фенотипах. Особи F_1 сами были левосторонними или правосторонними в равной пропорции, обладая одинаковым гетерозиготным генотипом, и поэтому все произвели левостороннее потомство.

Такое же наследование хиральности (но правоспиральной) по материнской линии с запаздыванием (*delayed maternal inheritance*) было ранее обнаружено у пресноводной улитки — прудовика (*Lymnaea peregra*, *Lymnaea stagnalis*).

Как было показано в исследованиях на *Amphidromus inversus* [29], разные формы у диморфных видов могут отличаться не только хиральностью, но и некоторыми другими параметрами раковины: левоспиральные раковины были значимо шире и более закручены по сравнению с правоспиральными. Это удивительно, поскольку длительная история сосуществования энантиоморфов предполагает, что все эволюционно невыгодные отклонения в форме раковины должны быть нивелированы.

Хиральность раковины определяется на самых ранних стадиях эмбрионального развития улитки и имеет характер бифуркации. Точные механизмы, определяющие выбор типа симметрии в этом случае, пока не известны, но уже есть данные о возможной ионной регуляции выбора симметрии у позвоночных.

Было показано, что асимметричное распределение органов относительно продольной оси симметрии тела позвоночных (шпорцевые лягушки, цыплята) связано с возникновением асимметрии в распределении электрического потенциала (обусловленного активностью Н,К-АТФазы) в эмбрионе на ранних стадиях развития (после первых двух делений оплодотворенной яйцеклетки) [30]. Изменение этого распределения с помощью генетических методов или фармакологических препаратов приводит к гетеротопии внутренних органов и нервной системы. Таким образом, право-левая асимметрия оказывается зависящей от очень ранней дифференцировки клеток по интенсивности ионных потоков, создаваемых одним из ионных насосов.



Рис. 3.9. Цветок подсолнечника с расположением семян в виде двух встречных архимедовых спиралей

Изучение наследования признаков у «правых» D- и «левых» L-форм организмов показало, что их «справизна» или «левизна» может быть наследственной, ненаследственной или иметь характер длительной адаптационной или эволюционно нейтральной на данном этапе модификации. Это подразумевает, что, по крайней мере в ряде случаев, хиральность организмов или их частей можно изменять путем воздействия мутагенных или немутагенных химических соединений или физических факторов. В частности, D-штаммы (по морфологии колоний) микроорганизма *Bacillus mycoides* при выращивании их на агаре с D-сахарозой, L-дигитонином, D-винной кислотой можно превратить в L-штаммы, а L-штаммы — можно превратить в D-штаммы, выращивая их на агаре с L-винной кислотой и D-аминокислотами. В природе взаи-

мопревращения D- и L-форм могут происходить и без искусственного вмешательства. При этом смена видов симметрии в эволюции происходит не только у зеркально симметричных организмов.

Структурное упорядочение в расположении зерен, чешуек, листьев и других элементов называется *филлотаксисом*. Объекты филлотаксиса, как правило, имеют структуру цилиндрического или конического вида. Обычно, зерна или чешуйки еловой шишки, ананаса образуют квазирегулярное покрытие поверхности, в котором соседние ячейки образуют спирали *парастихи*. На рис. 3.9 представлен цветок подсолнечника с расположением семян в виде двух встречных архимедовых спиралей.

Обычно у растений число парастих является последовательными числами Фибоначчи, а их отношение — подходящей дробью для золотого сечения. Другое проявление филлотаксиса заключается в следующем: парастихи по форме могут быть очень близки к логарифмической спирали. Свойство самоподобия в этом случае является чрезвычайно важным и связано со свойствами инфляции и дефляции (фракталы) у объектов с квазикристаллической симметрией. Свойство самоподобия (фракталы) должно быть двойственным: во-первых, оно должно быть заложено генетически в природных объектах и, во-вторых, сами структуры должны обладать свойством фракталов. (К определению и обсуждению этого термина обратимся чуть ниже.)

Как мы могли убедиться, диссипативные структуры, образуемые самыми разными по природе диссипативными системами, поразительным образом воспроизводят одинаковые геометрические фигуры, обладающие сходными симметриями. Привыкнув к мнению о том, что биологическая эволюция создает оптимальные по соответствию структуры и функции (ноги — ходить, глаза — видеть, уши — ... и т. д.), в случае с симметриями биообъектов мы не всегда можем ответить на важный вопрос: «зачем?». Понятно, зачем у бабочек или птиц симметричны крылья, однако абсолютно не ясно, зачем у подсолнуха в корзинке семена уложены в виде двойной архимедовой спирали. И не только у подсолнуха, и не только двумя встречными спиралями разного радиуса. Если говорить о плотной упаковке, то вариантов могло бы быть немало. И таких примеров — множество.

Регулярность воспринимается нами как проявление самоорганизации. Однако *регулярность* — не всегда периодичность!

Существует математическая задача относительно покрытия плоскости многоугольниками, разнообразие форм которых ограничено. Вопрос состоит в том, возможно ли выложить всю поверхность полностью, без разрывов и нахлестов, используя только фигуры заданных форм. Такая процедура называется *замощением плоскости*. Достаточно очевидно, что ограниченным набором фигур можно выложить периодическую структуру, определенным образом повторяя элементы. Такое замощение возможно при использовании одних только квадратов, равнобедренных треугольников или правильных 6-угольников (пчелиные соты, фасетки глаз насекомых, ячейки Бенара образуют двумерные гексагональные структуры), но невыполнимо с помощью правильных 5-угольников. Вместе с тем при переходе от двумерной плоскости к трехмерному пространству возможно формирование сплошных поверхностей из тех же правильных 5-угольников (например, пентододекаэдр или футбольный мяч).

Однако существует и задача об отыскании набора геометрических фигур на плоскости (плиток), которыми евклидова плоскость может быть покрыта только непериодическим образом. В 1961 г. было показано, что не существует алгоритма, определяющего возможность/невозможность замощения плоскости при помощи заданного набора плиток. Позже был предъявлен набор из 20 426 плиток, которыми непериодически можно покрыть плоскость, в дальнейшем количество плиток было сокращено сначала до 104, а затем до 6 и, наконец, до 2 (рис. 3.10). Р. Пенроуз получил этот набор из 2-х плиток путем различных манипуляций разрезания и склеивания с другим набором из 6 плиток.

Надо заметить, что подобные непериодические замощения были обнаружены с помощью электронной микроскопии на поверхностях некоторых квазикристаллических структур. Вместе с тем существуют наборы плиток, которыми могут быть выложены как периодические, так и непериодические паркет.

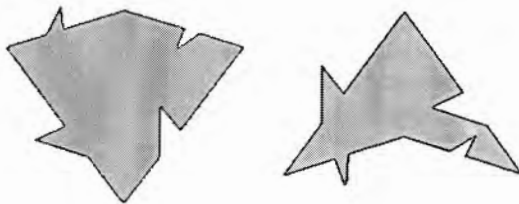


Рис. 3.10. Плитки Пенроуза, которыми плоскость может быть заполнена только непериодическим образом

Еще одним направлением науки, связанным с описанием пространственно-временной организации систем, является теория фракталов. Термин «*фрактал*» (лат. *fractus* — дробленный) был введен Бенуа Мандельбротом в 1975 г. и означает геометрическую фигуру, которая обладает свойством самоподобия, или масштабной инвариантностью, т. е. это множество точек в евклидовом пространстве, имеющих дробную метрическую размерность (представление о дробной размерности было введено Ф. Хаусдорфом). В отличие от регулярных структур (окружность, эллипс и т. д.), небольшой фрагмент которых при значительном увеличении — всегда линия, увеличение масштаба или дробление фрактальных структур не ведёт к их упрощению и изменению — это свойство самоподобия.

Напомним, что в классической математике линия — одномерна, поверхность — двумерна, пространство — трехмерно. Если гладкая евклидова линия заполняет в точности одномерное пространство, то фрактальная линия, выходя за его пределы, частично заполняет двумерное. Когда мы говорим, что полипептидные цепи белков или нити молекул ДНК одномерны или что мембраны клеток двумерны, мы отходим от математической точности целочисленных степенных представлений, поскольку эти объекты имеют несколько большую дробную размерность. В одномерной линии структурные фазовые переходы (плавление, конденсация) невозможны, а возможны они только в трехмерных объектах (Л. Д. Ландау). Цепи свернутых в глобулы или спирали молекул, а также мембраны заполняют конечное пространство, т. е. являются трехмерными объектами, и потому в них возможны фазовые переходы. Так, в глобулярных белках и двойной спирали ДНК возможны процессы денатурации (хаотизации упаковки нитей), а в мембранах — плавление липидного бислоя.

В физике фракталы проявляются при моделировании нелинейных процессов турбулентного течения жидкости, диффузии-адсорбции, горения, при описании структуры пористых материалов; в биологии — иерархической организации популяций и для описания систем внутренних органов (система кровеносных сосудов), сложных процессов диффузии-адсорбции, горения.

Последние десятилетия теорию фракталов стали использовать при анализе курса фондовых бирж, валютных и торговых рынков. Действи-

тельно, фрактальность как самостоятельное понятие геометрической размерности было введено математиком Б. Мандельбротом применительно к биржевым процессам. Фракталы — это математические, антропогенные или природные множества (объекты), которые в любом масштабе в одинаковой степени обладают свойством подобия, т. е. это структуры, в которых части подобны целому.

Таким образом, фрактальность выражается в наличии характерных структур, обладающих верхними и нижними границами (имеются в виду пространственно-временные границы самой системы и ее структурно-функциональные особенности).

Стартовые процессы, дающие начало Жизни на древней Земле и индивидуальной жизни многоклеточного организма и связанные с формированием двух фундаментальных асимметрий (клеточной — ионной и молекулярной — хиральной), рассмотрены нами в 4 главе.

с

Литература

1. *Богданов А. А.* Тектология. Всеобщая организационная наука: Авторский сборник. М.: Финансы, 2003. 496 с.
2. *Винер Н.* Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. 2-е изд. М.: Наука; Главная редакция изданий для зарубежных стран, 1983. С. 297-307 (Приложение I).
3. *Хаген Г.* Синергетика: Пер с англ. М.: Мир, 1985. 239 с.
4. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса / Пер. с англ. Изд. 6-е. М.: Издательство ЛКИ/URSS, 2008.
5. *Твердислов В. А., Сидорова А. Э., Дмитриев А. В.* Синергетические аспекты глобальной и региональной экологии: Учебное пособие. Липецк, ГУ «Издательский дом „Липецкая газета“», 2009. 352 с.
6. *Пригожин И., Кондепуди Д.* Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур / Пер. с англ. М.: Мир, 2002. 461 с.
7. *Блюменфельд Л. А.* Решаемые и нерешаемые проблемы биологической физики. М.: URSS, 2010. 160 с.
8. *Яблоков А. В.* Популяционная биология: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
9. *Хургин Ю. И., Чернавский Д. С., Шноль С. Э.* Молекула белка-фермента как механическая система // Мол. биол. 1967. Т. 1. С. 419-424.
10. *Жаботинский А. М.* Концентрационные автоколебания. М.: Наука, 1974. 178 с.
11. *Грабовский В. И.* Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. № 4. С. 412-419.
12. *Заикин А. Н., Иванов П. С., Твердислов В. А., Яковенко В. Л.* Пространственно-временная структура процессов трансформации, переноса и фракционирования органического вещества почвы // Биофизика. 1999. Т. 44. Вып. 5. С. 933-939.

13. Твердислов В. А., Яковенко Л. В. Физические аспекты возникновения предшественников живой клетки. О двух фундаментальных асимметриях — ионной и хиральной // Вестник Московского университета. Серия 3. Физика. Астрономия. 2008. № 3. С. 3–16.
14. Твердислов В. А., Яковенко Л. В. Активные среды как основа самоорганизации в иерархии систем от биогеофизических до социальных // Российский химический журнал (Журнал российского химического общества им. Д. И. Менделеева). 2000. Т. 44. Вып. 3. С. 21–32.
15. Твердислов В. А., Жаворонков А. А., Юрова Т. В., Яковенко Л. В. Происхождение Жизни на Земле как исходная проблема экологии // Экология урбанизированных территорий. М.: Изд. Дом «Камертон», 2008. № 2. С. 6–12.
16. Хокинг С., Пенроуз Р., Шимони А., Картрайт Н. Большое, малое и человеческий разум. Амфора, 2008. 192 с.
17. Грин Б. Ткань космоса: Пространство, время и текстура реальности / Пер. с англ. под ред. В. О. Малышенко и А. Д. Панова. М.: Книжный дом «Либроком»/URSS, 2011. 608 с.
18. Дайсон Ф. Дж. Будущее физики // Успехи физических наук. 1971. Т. 103. № 3. С. 529–538.
19. Овчинников Н. Ф. Принципы сохранения // Отв. ред. И. В. Кузнецов. Изд. 2-е. испр. М.: Книжный дом «Либроком»/URSS, 2009. 336 с.
20. Вернадский В. И. Философские мысли натуралистов. М., 1988. 174 с.
21. Шрёдингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.
22. Геодакян В. А. Асинхронная асимметрия // Журн. высшей нервной деятельности. 1993. Т. 43 Вып. 3. С. 543–561; *Он же*. Эволюционная логика функциональной асимметрии мозга // Доклады РАН. 1992. Т. 324 № 6. С. 1327–1331.
23. Геодакян В. А., Геодакян К. В. Новая концепция леворукости // Доклады РАН. 1997. Т. 356 № 6. С. 838–842.
24. Геодакян В. А. (2003) *Homo sapiens* на пути к асимметризации (Теория асинхронной эволюции полушарий и цис-транс трактовка левшества). Антропология на пороге III тысячелетия. Москва, 1. С. 170–201.
25. Геодакян В. А. Эволюционные теории асимметризации организмов, мозга и тела // Успехи физиологических наук. 2005. Т. 36. № 1. С. 24–53.
26. Schilthuizen M, Davison A. The convoluted evolution of snail chirality // *Naturwissenschaften*. 2005. Vol. 92. № 11. P. 504–515. Epub 2005, Oct 11.
27. Murray J., Clarke B. Supergenes in polymorphic land snails. II. *Partula suturalis* // *Heredity*. 1976. Vol. 37. № 2. P. 271–282.
28. Murray J. and Clarke B. The inheritance of polymorphic shell characters in *Partula* (Gastropoda) // *Genetics*. 1966. Vol. 54. P. 1261–1277.
29. Schilthuizen M., Haase M. Disentangling true shape differences and experimenter bias: are dextral and sinistral snail shells exact mirror images? // *Journal of Zoology*. 2010. Vol. 282. Iss. 3. P. 191–200.
30. Levin M., Thorlín T., Robinson K. R., Nogi T., Mercola M. Asymmetries in H⁺/K⁺-ATPase and cell membrane potentials comprise a very early step in left-right patterning // *Cell*. 2002. Vol. 111. № 1. P. 77–89.
31. Ван-Дайк М. Альбом течений жидкости и газа. М.: Мир, 1986. 184 с.

Глава 4

Происхождение живой клетки и начала эволюции

Mundus corpus apte cohaeret (Мировой организм есть неразрывное целое).

Марк Туллий Цицерон

Подобно тому как космология изучает эволюционирующую Вселенную с момента Большого взрыва, экология как наука о совместной эволюции живой и неживой природы призвана изучать процессы, приведшие к появлению Жизни на древней Земле. Нас интересуют физико-химические процессы в геосфере, обусловившие абиогенное возникновение пробионтов — предшественников живых клеток, вступивших затем в стадию биологической эволюции. Нам представляется особо важным, что эти же процессы в биогеосфере современной Земли определяют явления, связанные с глобальными природными явлениями и антропогенными рисками.

Изложив некоторые аспекты клеточной теории, мы обратимся к исходной проблеме, касающейся механизмов возникновения клеток. В основу развиваемого подхода положен общий физический принцип формирования закономерностей эволюции Вселенной и Жизни на Земле через череду и нарушений новых симметричных и асимметричных состояний сложных систем.

Авторами предложена и обосновывается гипотеза, согласно которой филогенетический закон Геккеля («каждый биологический вид повторяет свою эволюционную историю в ходе онтологического развития») может быть распространен на два сопоставимые с точки зрения биофизики процесса — на процесс возникновения дискретных предшественников живых клеток в древнем океане и на начальные этапы эмбриогенеза. Обосновывается новая концепция: стартовые процессы, связанные с формированием двух фундаментальных асимметрий (клеточной — ионной и молекулярной — хиральной), сходны и являются сопряженными бифуркациями, дающими начало Жизни на древней Земле и индивидуальной жизни многоклеточного организма.

Развиваемый авторами подход направлен на разрешение принципиального противоречия между представлениями о существенной термодинамической неравновесности всех живых клеток и общепринятыми клас-

сическими равновесными моделями их возникновения. Приведены экспериментальные и теоретические свидетельства в пользу того, что исходная удаленность предшественников живых клеток от состояния термодинамического равновесия непосредственно связана со спонтанным возникновением в неравновесном тонком поверхностном слое морской воды двух сопряженных фундаментальных биологических асимметрий: клеточной — ионной и молекулярной — хиральной.

Ионная асимметрия предопределила способность дискретных протоклеток к реагированию на внешние возмущения как необходимое условие их включения в биологическую эволюцию, хиральная — однозначную молекулярную стереоспецифичность углеродных соединений в процессах биосинтеза и метаболизма. В отношении аминокислот хиральная асимметрия может быть распространена также на участие их D-изомеров в регуляции важнейших стадий онтогенеза, тогда как ранее она лежала в основании лишь принципа «хиральной чистоты биосферы», в рамках которого рассматривалось лишь включение L-изомеров аминокислот в рибосомальный синтез белков.

Энантимеры биологически значимых хиральных соединений могут не только быть ключевыми в комплементарных взаимодействиях, но и служить логическим элементом — переключателем информации. Причем не только на уровне простого кодирования «да»/«нет», но и на уровне перекодирования «осмысленного» сигнала.

4.1. Живая клетка

Ключ к решению любой биологической проблемы, в конечном счете, следует искать в клетке.

Дж. Уилсон

Нам известны только *дискретные* формы жизни — одноклеточные и многоклеточные организмы. Присущая клеткам *вариабельность* служит основой биологической эволюции — конкуренции, приспособляемости в изменяющихся условиях среды. Гипотетические *распределенные* формы жизни представляются с точки зрения требований эволюционного развития маловероятными. Первоначально мы рассмотрим общие представления о клетках как основе существующих форм жизни, а в следующем разделе — возможные пути их возникновения на начальных стадиях физико-химической и биологической эволюции.

Клетка — элементарная живая система, основа строения и жизнедеятельности всех животных и растений. Наука о клетке называется цитологией. Клетки существуют как самостоятельные организмы (простейшие, бактерии) или в составе многоклеточных организмов, у которых имеются половые клетки, служащие для размножения, и клетки тела (соматиче-

ские). Эти клетки различны по строению и специализации (нервные, костные, мышечные, секреторные).

В строении и функциях всех клеток обнаруживаются общие признаки, что отражает единство их происхождения из первичных органических комплексов. Частные особенности различных клеток — результат их специализации в процессе эволюции. Так, все они сходно регулируют обмен веществ, удваивают и используют свой наследственный материал, получают и трансформируют энергию. В то же время разные одноклеточные организмы (амёбы, инфузории и т. д.) сильно различаются размерами, формой, поведением. Не менее отчетливо различаются клетки многоклеточных организмов. Так, у млекопитающих имеются небольшие округлые лимфоциты (диаметром около 10 мкм), участвующие в иммунологических реакциях, и нервные клетки, имеющие дендриты длиной более метра. Размеры клетки варьируют в пределах от 0,1–0,25 мкм (некоторые бактерии) до 155 мкм (яйцо страуса в скорлупе). В клетках выделяют две основные части: ядро и цитоплазму, в которой находятся органеллы и цитоплазматические надмолекулярные структуры.

Английский учёный Роберт Гук, известный исследованиями в области упругости тел, пытаясь понять, почему пробковое дерево так хорошо плавает, в 1663 г. стал рассматривать тонкие срезы пробки с помощью усовершенствованного им микроскопа. Он обнаружил, что пробка разделена на множество крошечных ячеек, напомнивших ему монастырские кельи, и он назвал эти ячейки клетками (*cell* — «келья, ячейка, клетка»). В 1674 г. голландский мастер Антоний ван Левенгук с помощью микроскопа впервые увидел в капле воды «зверьков» — движущиеся живые организмы. К середине XIX в., после того как появились более мощные микроскопы и были разработаны методы фиксации и прокрашивания клеток, сформировалась клеточная теория.

По типу клеток земные организмы можно разделить на две основные группы — прокариотов и эукариотов. *Прокариоты* (или *доядерные*) — одноклеточные организмы, не обладающие, в отличие от эукариотов, оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органеллами. Генетический материал прокариотов представлен единственной кольцевой молекулой ДНК.

Эукариоты (от греч. *eu* — хорошо, полностью и *karyon* — ядро) — организмы, обладающие обособленным клеточным ядром, отграниченным от цитоплазмы ядерной оболочкой. ДНК эукариотов имеет линейную форму и связана с особыми белками — гистонами, играющими важную роль в компактизации нуклеиновой кислоты. Комплекс ДНК и белков носит название хромосомы. В ядре — структуре эукариотической клетки, специализирующейся на хранении и передаче потомкам наследственной информации, — находится несколько хромосом. Кроме того, у эукариотов существует так называемая нехромосомная наследственность, связанная с

тем, что некоторое количество ДНК содержится в полуавтономных структурах цитоплазмы — митохондриях и пластидах.

Появление эукариотической клетки можно считать вторым по значению, после зарождения Жизни, событием в биологической эволюции. К числу прямых свидетельств этого важнейшего ароморфоза можно отнести обнаруженные в отложениях возрастом 2,7 млрд лет специфические для эукариот биомаркеры — остатки стероидных соединений, встречающихся только в мембранах эукариотических клеток [1]. Обособление клеточного ядра от цитоплазмы можно рассматривать как проявление кардинального эволюционного перехода. Это разделение «обусловлено, прежде всего, тем, что задачи хранения наследственной информации и функционирования предъявляют к своей материальной основе противоположные требования... Для поддержания сомы необходима динамика, а для сохранения гермы с ее наследственной информацией — покой. Компромисс между этими противоположными требованиями достигается путем пространственного разделения сомы и гермы внутри организма» [2].

Существенное отличие эукариотов от прокариотов состоит в более совершенной системе регуляции генома, поскольку ядро является не только местом хранения, но и областью считывания и репликации ДНК, а также активной регуляции транскрипции и посттранскрипционных модификаций РНК. При незначительных изменениях генома одноклеточные эукариоты оказались способными образовывать морфологически и функционально различные клетки, сформировавшие сложные жизненные циклы, половое размножение, многоклеточность. Возникновение полового процесса привело к целому комплексу весьма важных последствий: появлению репродуктивной изоляции, эндогамных биологических видов и популяций, ди- и полиплоидности и рекомбинационной изменчивости. Заметим, что многие из перечисленных преимуществ эукариот могли проявиться на последующих этапах эволюции [3].

Обособление клеточного ядра способствовало развитию более совершенной системы защиты и репарации ДНК (хотя начаться этот процесс мог еще у археобактерий, обитавших в экстремальных условиях), что привело к резкому снижению частоты мутирования у эукариот по сравнению с прокариотами. Это могло быть важным преимуществом в условиях бескислородной атмосферы архея и протерозоя, когда из-за отсутствия озонового слоя жесткое ультрафиолетовое излучение в поверхностных слоях воды могло приводить к избыточному мутагенезу. Эффективный механизм репарации мог значительно расширить потенциальную адаптивную зону первых эукариот, сделав возможным для них обитание в сильно освещенных слоях воды.

В последнее время все большее распространение получает симбиотическая теория образования эукариот, обосновывающая, что митохондрии происходят от симбиотических аэробных эубактерий (альфа-протеобак-

терий), а пластиды — от симбиотических фотосинтезирующих эубактерий (цианобактерий) [4]. Остается неясным вопрос относительно природы клетки-хозяина, происхождения цитоплазмы и ядра. Большинство специалистов склоняется к тому, что клетка-хозяин произошла от археобактерий [5, 6], о чем свидетельствует большое сходство в структуре генома (в частности, его экзон-интронная организация) у археобактерий и эукариот, сходство механизмов репликации, репарации, транскрипции и трансляции и т. д. [7].

При образовании симбиотического организма сформировался археобактериально-эубактериальный (химерный) геном, в котором многие метаболические системы оказались продублированными [8], а избыточные элементы в ходе эволюции редуцировались или меняли функцию [9]. Так, из двух механизмов формирования мембран (у археобактерий основу мембран составляли эфиры изопреноидов, у эубактерий — эфиры жирных кислот) сохранился только один — эубактериальный. Согласно одной из гипотез, образование ядерной мембраны могло стать побочным результатом экспрессии эубактериальных генов, ответственных за синтез компонентов мембран, в археобактериальном генетическом окружении [9]. Однако существуют и другие гипотезы, одна из которых предполагает формирование клеточного ядра у археобактерий в результате вирусной инфекции [10].

Отсутствие у прокариот явных аналогов присущего эукариотической клетки цитоскелета, состоящего из микротрубочек (митотического веретена, жгутиков и др.), и связанной с ним способности к фагоцитозу ставит много вопросов. Существующие представления о происхождении микротрубоччатых цитоскелетных структур (в комплексе с ядерной мембраной) связывают этот процесс с симбиозом археобактерий и подвижных эубактерий [11]. Имеются и другие гипотезы, например о существовании в прошлом «хроноцитов» — особой группы прокариот, не относившихся ни к бактериям, ни к археям, обладавших цитоскелетом и способных к фагоцитозу (они захватывали клетки бактерий и археев и тем самым дали начало эукариотам) [12].

К числу очевидных преимуществ эукариотической клетки как продукта эндосимбиоза следует отнести в первую очередь единую, централизованную регуляцию геномов всех симбионтов. Фактически, эукариотическая клетка — компактное сообщество с централизованной регуляцией объединившихся метаболических систем. Можно говорить о развитии у эукариот более совершенной системы поддержания стабильности и репарации ДНК, следствием чего было снижение избыточной частоты мутаций. По всей вероятности, первые эффективные системы защиты и репарации ДНК развились у археобактерий, обитавших в экстремальных условиях [13]. Переход к внутриклеточному симбиозу дал возможность эубактериям (будущим пластидам и митохондриям) перевести свои геномы «под защиту» репарационных систем археобактериальной клетки-хозяина, что, возможно, стимулировало быстрый переход большинства митохондриальных и пластидных генов в ядро.

В ординарных клетках эукариот имеется система внутренних мембран, образующих, помимо ядра, ряд других внутриклеточных органелл (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, митохондрии, а у водорослей и растений также и хлоропласты, содержащие хлорофилл, и др.) (рис. 4.1).

Наружная, или плазматическая, клеточная мембрана имеет толщину около 10 нм. Образована она липидным бислоем, включающим транспортные белки (специфические каналы и насосы), белки-рецепторы, поверхностные антигены, структурные белки. Мембрана обеспечивает в первую очередь разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Снаружи к мембране прикреплен полисахаридный гликокаликс, участвующий в процессах рецепции, изнутри — плазмалемма и расположенный под ней кортикальный слой цитоплазмы, выполняющий сократительные функции. В кортикальном слое цитоплазмы находятся специфические элементы цитоскелета — упорядоченные определенным образом актиновые микрофиламенты. Основными и самыми важными функциями кортикального слоя (кортекса) являются выбрасывание, прикрепление и сокращение выростов-псевдоподий. При этом микрофиламенты перестраиваются, удлиняются или укорачиваются.

Жидкую составляющую цитоплазмы также называют цитозолем. Под световым микроскопом представляется, что клетка заполнена чем-то вроде жидкой плазмы или золя, в котором «плавают» ядро и другие органоиды.

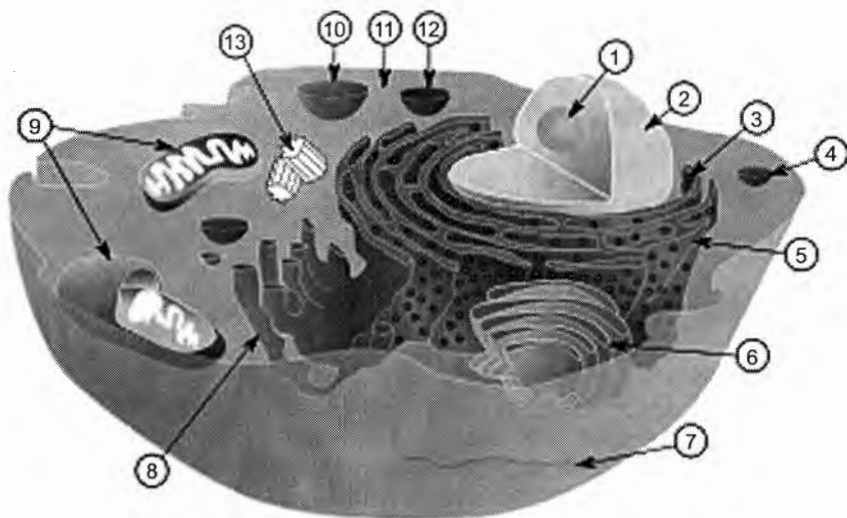


Рис. 4.1. Строение эукариотической клетки. Цифрами отмечены субклеточные компоненты животной клетки: 1 — ядрышко, 2 — клеточное ядро, 3 — рибосома, 4 — везикула, 5 — шероховатый эндоплазматический ретикулум, 6 — аппарат Гольджи, 7 — цитоскелет, 8 — гладкий эндоплазматический ретикулум, 9 — митохондрия, 10 — вакуоль, 11 — цитоплазма, 12 — лизосома, 13 — центриоль

В действительности внутреннее пространство эукариотической клетки строго упорядочено. Передвижение органелл координируется при помощи специализированных транспортных систем — микротрубочек, служащих внутриклеточными трассами и включающих сократительные белки, которые выполняют роль «двигателей». Отдельные белковые молекулы также не диффундируют свободно по всему внутриклеточному пространству, а направляются в необходимые отсеки-компарменты при помощи специальных сигнальных устройств на их поверхности, распознаваемых транспортными системами клетки.

Эндоплазматический ретикулум, или эндоплазматическая сеть, включает шероховатый ретикулум, к мембранам которого прикреплены *рибосомы* (в них происходит синтез белков), и гладкий ретикулум, принимающий участие в синтезе липидов.

Аппарат Гольджи представляет собой стопку плоских мембранных цистерн, несколько расширенных ближе к краям. В цистернах аппарата Гольджи созревают некоторые белки, синтезированные на мембранах шероховатого эндоплазматического ретикулума и предназначенные для секреции или образования лизосом.

Клеточное ядро содержит молекулы ДНК, на которых записана генетическая информация организма. В ядре происходит репликация — удвоение молекул ДНК, а также транскрипция — синтез молекул РНК на матрице ДНК. Сборка рибосом также происходит в ядре, в специальных образованиях, называемых ядрышками.

Рибосомы — немембранные органеллы, в которых происходит синтез белка в клетке, обнаружены в клетках всех без исключения живых организмов, и каждая клетка содержит тысячи или десятки тысяч рибосом. По химической природе рибосомы относятся к нуклеопротеидам, состоящим из РНК и белка, в соответствии с чем различают два главных класса рибосом [14]:

- 70 SP — содержат 60–65 % РНК и 40–35 % белка и характерны для клеток, не имеющих оформленного ядра, — прокариотов (бактерий, актиномицетов и синезелёных водорослей), а также для хлоропластов и митохондрий высших организмов;
- 80 S — более крупные, обнаруженные в цитоплазме всех эукариотов — организмов с оформленным клеточным ядром, — содержат около 50 % РНК и 50 % белка.

Универсальный принцип структурной организации рибосомы — ее построение из двух неравных субъединиц, на которые она может обратимо диссоциировать (например, при понижении концентрации ионов Mg^{2+} в среде).

В процессе синтеза белка рибосомы осуществляют несколько функций:

- специфическое связывание и удержание компонентов белоксинтезирующей системы включает информационную или матричную функцию РНК (иРНК) и белковые факторы трансляции EF — T и EF — G;

- каталитические функции (образование пептидной связи, гидролиз ГТФ);
- функции механического перемещения субстратов (иРНК, тРНК), или транслокации.

Цитоскелет включает белковые фибриллярные структуры, расположенные в цитоплазме клетки: микротрубочки, актиновые и промежуточные филаменты. Микротрубочки принимают участие в транспорте органелл и входят в состав жгутиков. Из микротрубочек строится митотическое веретено деления, формирующееся для растаскивания хромосом при митозе — делении клеток. Актиновые филаменты необходимы для поддержания формы клетки, псевдоподиальных реакций. Роль промежуточных филаментов, по-видимому, также заключается в поддержании структуры клетки. Белки цитоскелета составляют несколько десятков процентов от массы клеточного белка.

Центриоли представляют собой цилиндрические белковые структуры, расположенные вблизи ядра клеток животных (у растений центриолей нет). Центриоль представляет собой цилиндр, боковая поверхность которого образована девятью наборами микротрубочек. Количество микротрубочек в наборе может колебаться для разных организмов от 1 до 3. Вокруг центриолей находится так называемый центр организации цитоскелета — область, в которой группируются концы микротрубочек.

Перед делением клетка имеет две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу. В ходе митоза они расходятся к разным концам клетки, формируя полюса веретена деления. После цитокинеза (разделения клеточной цитоплазмы между двумя дочерними клетками) каждая дочерняя клетка получает по одной центриоле, которая удваивается к следующему делению. Удвоение центриолей происходит не делением, а путем синтеза новой перпендикулярной ей структуры.

Митохондрии — органеллы клетки, основной функцией которых является синтез аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) — универсального внутриклеточного носителя энергии, образующегося в их мембранах в ходе окислительного фосфорилирования (на молекулярно-клеточном уровне дыхание — поглощение кислорода и выделение углекислого газа — происходит с участием мембран и ферментов митохондрий). Ключевое значение для синтеза АТФ имеет разность водородных потенциалов на внутренней мембране митохондрий.

Лизосомы — небольшие цистерны, содержащие полный набор пищеварительных ферментов, расщепляющих белки, липиды и полисахариды, таких же, как во всем нашем пищеварительном тракте. Используются клеткой для ряда регуляторных процессов, включаются при вирусном инфицировании или при взаимодействии с эндоцитотическими вакуолями. Предназначены также для самоликвидации, внутриклеточного самопереваривания клетки при ее генетически запланированной смерти — апоптозе или же при ее «насильственной» смерти — некрозе (см. ниже).

Наиболее важным отличием эукариот от прокариот долгое время считалось наличие оформленного ядра и мембранных органоидов. Однако к 1970–1980-м гг. стало ясно, что отличия обусловлены также особенностями в организации цитоскелета. Ранее предполагали, что цитоскелет свойственен только эукариотам, но в середине 1990-х гг. и у бактерий были обнаружены белки, гомологичные основным белкам цитоскелета эукариот. Именно наличие специфическим образом устроенного цитоскелета позволяет эукариотам создать систему подвижных внутренних мембранных органелл. Кроме того, цитоскелет позволяет осуществлять эндо- и экзоцитоз (как предполагается, именно благодаря эндоцитозу в эукариотических клетках появились внутриклеточные симбионты — митохондрии и пластиды). Другая важнейшая функция цитоскелета эукариот — обеспечение деления ядра (митоз и мейоз) и тела (цитотомия) эукариотической клетки (деление прокариотических клеток организовано проще). Различия в строении цитоскелета объясняют и другие отличия про- и эукариот. Например, постоянство и простоту форм прокариотических клеток и значительное разнообразие формы и способность к её изменению у эукариотических, а также относительно большие размеры последних. Так, размеры прокариотических клеток составляют в среднем 0,5–5 мкм, а размеры эукариотических — от 10 до 50 мкм. Кроме того, только среди эукариот попадаются поистине гигантские клетки, такие как массивные яйцеклетки акул или страусов (в птичьем яйце весь желток — это одна огромная яйцеклетка), нейроны крупных млекопитающих, отростки которых, укрепленные цитоскелетом, могут достигать десятков сантиметров и даже метров в длину.

В строении и функциях одноклеточных организмов, или простейших, свойственные всем клеткам черты сочетаются с признаками самостоятельных организмов. Так, у простейших такой же набор органоидов, как и у клеток многоклеточных. Однако приспособление простейших к разным средам (водной или наземной) и формам обитания (свободному или паразитическому существованию) обусловило существенное разнообразие их строения и физиологии. Многие простейшие (жгутиковые, инфузории) обладают сложным двигательным аппаратом и имеют специализированные органеллы, связанные с захватом пищи и пищеварением. В отличие от простейших и клеток многоклеточных организмов бактерии, сине-зеленые водоросли и актиномицеты не имеют оформленного ядра и хромосом. Их генетический аппарат, который называется нуклеоидом, представлен нитями ДНК и не окружен оболочкой. Еще более отличаются от простейших и клеток многоклеточных организмов вирусы, у которых отсутствуют основные необходимые для обмена веществ ферменты. Поэтому вирусы могут расти и размножаться, лишь проникая в инфицируемые клетки и используя их ферментные системы.

Клетки растений поверх плазматической мембраны покрыты, как правило, твердой внешней оболочкой (она может отсутствовать лишь у поло-

- каталитические функции (образование пептидной связи, гидролиз ГТФ);
- функции механического перемещения субстратов (иРНК, тРНК), или транслокации.

Цитоскелет включает белковые фибриллярные структуры, расположенные в цитоплазме клетки: микротрубочки, актиновые и промежуточные филаменты. Микротрубочки принимают участие в транспорте органелл и входят в состав жгутиков. Из микротрубочек строится митотическое веретено деления, формирующееся для растаскивания хромосом при митозе — делении клеток. Актиновые филаменты необходимы для поддержания формы клетки, псевдоподиальных реакций. Роль промежуточных филаментов, по-видимому, также заключается в поддержании структуры клетки. Белки цитоскелета составляют несколько десятков процентов от массы клеточного белка.

Центриоли представляют собой цилиндрические белковые структуры, расположенные вблизи ядра клеток животных (у растений центриолей нет). Центриоль представляет собой цилиндр, боковая поверхность которого образована девятью наборами микротрубочек. Количество микротрубочек в наборе может колебаться для разных организмов от 1 до 3. Вокруг центриолей находится так называемый центр организации цитоскелета — область, в которой группируются концы микротрубочек.

Перед делением клетка имеет две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу. В ходе митоза они расходятся к разным концам клетки, формируя полюса веретена деления. После цитокинеза (разделения клеточной цитоплазмы между двумя дочерними клетками) каждая дочерняя клетка получает по одной центриоли, которая удваивается к следующему делению. Удвоение центриолей происходит не делением, а путем синтеза новой перпендикулярной ей структуры.

Митохондрии — органеллы клетки, основной функцией которых является синтез аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) — универсального внутриклеточного носителя энергии, образующегося в их мембранах в ходе окислительного фосфорилирования (на молекулярно-клеточном уровне дыхание — поглощение кислорода и выделение углекислого газа — происходит с участием мембран и ферментов митохондрий). Ключевое значение для синтеза АТФ имеет разность водородных потенциалов на внутренней мембране митохондрий.

Лизосомы — небольшие цистерны, содержащие полный набор пищеварительных ферментов, расщепляющих белки, липиды и полисахариды, таких же, как во всем нашем пищеварительном тракте. Используются клеткой для ряда регуляторных процессов, включаются при вирусном инфицировании или при взаимодействии с эндоцитотическими вакуолями. Предназначены также для самоликвидации, внутриклеточного самопереваривания клетки при ее генетически запланированной смерти — апоптозе или же при ее «насильственной» смерти — некрозе (см. ниже).

Наиболее важным отличием эукариот от прокариот долгое время считалось наличие оформленного ядра и мембранных органоидов. Однако к 1970–1980-м гг. стало ясно, что отличия обусловлены также особенностями в организации цитоскелета. Ранее предполагали, что цитоскелет свойственен только эукариотам, но в середине 1990-х гг. и у бактерий были обнаружены белки, гомологичные основным белкам цитоскелета эукариот. Именно наличие специфическим образом устроенного цитоскелета позволяет эукариотам создать систему подвижных внутренних мембранных органелл. Кроме того, цитоскелет позволяет осуществлять эндо- и экзоцитоз (как предполагается, именно благодаря эндоцитозу в эукариотических клетках появились внутриклеточные симбионты — митохондрии и пластиды). Другая важнейшая функция цитоскелета эукариот — обеспечение деления ядра (митоз и мейоз) и тела (цитотомия) эукариотической клетки (деление прокариотических клеток организовано проще). Различия в строении цитоскелета объясняют и другие отличия про- и эукариот. Например, постоянство и простоту форм прокариотических клеток и значительное разнообразие формы и способность к её изменению у эукариотических, а также относительно большие размеры последних. Так, размеры прокариотических клеток составляют в среднем 0,5–5 мкм, а размеры эукариотических — от 10 до 50 мкм. Кроме того, только среди эукариот попадаются поистине гигантские клетки, такие как массивные яйцеклетки акул или страусов (в птичьем яйце весь желток — это одна огромная яйцеклетка), нейроны крупных млекопитающих, отростки которых, укрепленные цитоскелетом, могут достигать десятков сантиметров и даже метров в длину.

В строении и функциях одноклеточных организмов, или простейших, свойственные всем клеткам черты сочетаются с признаками самостоятельных организмов. Так, у простейших такой же набор органоидов, как и у клеток многоклеточных. Однако приспособление простейших к разным средам (водной или наземной) и формам обитания (свободному или паразитическому существованию) обусловило существенное разнообразие их строения и физиологии. Многие простейшие (жгутиковые, инфузории) обладают сложным двигательным аппаратом и имеют специализированные органеллы, связанные с захватом пищи и пищеварением. В отличие от простейших и клеток многоклеточных организмов бактерии, сине-зеленые водоросли и актиномицеты не имеют оформленного ядра и хромосом. Их генетический аппарат, который называется нуклеоидом, представлен нитями ДНК и не окружен оболочкой. Еще более отличаются от простейших и клеток многоклеточных организмов вирусы, у которых отсутствуют основные необходимые для обмена веществ ферменты. Поэтому вирусы могут расти и размножаться, лишь проникая в инфицируемые клетки и используя их ферментные системы.

Клетки растений поверх плазматической мембраны покрыты, как правило, твердой внешней оболочкой (она может отсутствовать лишь у поло-

вых клеток), состоящей у большинства растений главным образом из полисахаридов: целлюлозы, пектиновых веществ и гемицеллюлоз, а у грибов и некоторых водорослей — из хитина. Оболочки снабжены порами, через которые с помощью выростов цитоплазмы соседние клетки связаны друг с другом. Оболочки клеток определяют механические свойства растения. Состав и строение оболочки меняются по мере роста и развития. Дифференцированные растительные клетки имеют несколько вакуолей или одну центральную вакуоль, занимающую обычно большую часть объема клетки. Содержимое вакуолей представляет собой водный раствор различных солей, углеводов, органических кислот, алкалоидов, аминокислот, белков. В вакуолях могут откладываться питательные вещества. В цитоплазме растительной клетки имеются специальные органоиды — пластиды; лейкопласты (в них часто откладывается крахмал), хлоропласты (содержат преимущественно хлорофилл и осуществляют фотосинтез) и хромопласты (содержат пигменты из группы каротиноидов). Пластиды, как и митохондрии, способны к самовоспроизведению.

Разрушение клеточной структуры (например, при злокачественных опухолях) носит название анаплазии. А вообще же, в каждой эукариотической клетке заложена генетическая программа ее смерти, наступающей по прошествии отмеренного эволюцией срока ее жизни. Это могут быть годы, как для нервных клеток, или дни (70–100 дней) для эритроцитов. Запланированное самоуничтожение клеток животных называется **апоптозом**, и оно необходимо для выведения из повседневной деятельности накапливающих молекулярных дефектов стареющих клеток. Сложнейшие механизмы апоптоза в настоящее время активно изучаются, с целью prolongации продолжительности периода активной жизни людей. В случае, когда смерть клетки не является генетически запланированной, а «насильственной», процесс ее разрушения называется **некрозом**, который по своим механизмам отличается от апоптоза.

По-видимому, все (!) вредные экологические воздействия или напрямую начинаются с воздействия на клетку, или же на ней завершаются.

При этом в разных случаях в разной степени и последовательности «задействуются» все клеточные органеллы.

Так, основной мишенью для радиоактивных излучений является клеточное ядро, где в первую очередь нарушаются процессы репликации и транскрипции и, как следствие, все процессы биосинтеза биомолекул. **Ксенобиотики** — чужеродные организму неорганические или органические вещества — в качестве мишеней «выбирают» различные молекулярные или надмолекулярные системы. Схожие по структуре с природными нейромедиаторами техногенные поллютанты воздействуют на нервную систему человека и животных, связываясь с мембранными рецепторами нервных клеток и сбивая их слаженную работу. Тяжелые металлы связываются с белками-ферментами, инактивируя их. Поверхностно-активные

вещества внедряются в клеточные мембраны, изменяя их механические свойства, нарушая их транспортные и рецепторные функции.

Патологическое действие многих ксенобиотиков (ядов, наркотиков, радиации) связано с их цитолитическим действием, иначе говоря, с разрушением цитоскелета клетки. При этом нарушаются функционирование клетки как ансамбля взаимодействующих органелл и ферментов, а также механизм деления клетки.

Следует отметить, что для отдельных клеток и надклеточных образований (органов) характерны эффекты усиления слабых воздействий (возмущений), причем они могут быть направлены в обе стороны. Некоторые вредные физические факторы изначально воздействуют целиком на отдельные органы или весь организм. Это может быть внешнее электрическое или магнитное поле, интенсивный звук и т. д., но, в конечном счете, будут деградировать отдельные клетки.

Возникновение и развитие Жизни на Земле всегда было неразрывным образом связано с эволюцией нашей планеты. Обсуждению этого фундаментального единства в эволюции биосферы посвящены последующие разделы главы.

4.2. Происхождение предшественников живой клетки

Все мы родились из земли и воды.

Ксенофан Колофонский

Проблема возникновения Жизни на Земле около 4 млрд лет назад из неживой материи была и остается одной из главных проблем современного естествознания. Во многом для нас неясны шаги Природы на пути от неживого к живому. Главная загадка — возникновение живой клетки.

С античных времен вплоть до середины девятнадцатого века осознанно или неосознанно в человеческом мировоззрении господствовала виталистическая точка зрения, согласно которой всю живую и неживую природу пронизывает некая общая жизненная сила. Потому очевидным полагалось самозарождение организмов (личинок мух в тухлом мясе, мышей в грязном белье и т. д.), до тех пор пока итальянец Франческо Реди, живший в XVII в., не показал, что если накрыть тухлое мясо тряпочкой, чтобы к нему не могли подобраться мухи, то личинки мух в таком мясе не заводятся. Появился принцип Реди: «все живое происходит только от живого». Этот принцип хорошо согласовывался и с библейской версией сотворения мира и живых существ. Распространить этот принцип на микроорганизмы удалось только в 60-х гг. XIX в. Луи Пастеру, который сам, кстати говоря, был глубоко верующим, религиозным человеком. Он доказал, что в колбе с бульоном микроорганизмы

не заводятся, если преградить доступ зародышам этих микробов. Так было покончено с витализмом, но это крупное научное достижение парадоксальным образом сыграло на руку не науке, а Церкви в первую очередь. Укрепились позиции тех, кто настаивал на божественном происхождении жизни. Представлялось, что между живым и неживым лежит непреодолимая грань. Тем более что на тот момент химики не умели синтезировать какие-либо органические соединения из неорганических, и казалось, что даже на химическом уровне между живым и неживым пропасть непреодолима.

Сам Ч. Дарвин, по-видимому, не очень надеялся, что тайну происхождения жизни когда-нибудь удастся разгадать. В некоторых изданиях «Происхождения видов» он даже упоминает о Творце, «вдохнувшем» жизнь в первый организм. Однако сохранились письма Дарвина коллегам и друзьям, из которых видно, что он разделял и идею абиогенеза — самопроизвольного зарождения первых живых существ из органических соединений, каким-то путем образовавшихся на древней Земле из неорганических веществ. Вместе с тем он полагал, что эту гипотезу едва ли удастся проверить, потому что в нынешней биосфере любое самопроизвольно образовавшееся «в каком-нибудь маленьком теплом пруду» со всеми видами соединений азота, солей фосфора, светом, теплом, электричеством и т. д. органическое вещество незамедлительно будет съедено живущими в нем организмами, что, конечно же, было невозможно в те времена, когда жизнь еще не существовала.

Естественные науки обратились к *научному* рассмотрению проблемы возникновения Жизни на Земле в порядке, обратном их формированию. Самая молодая из них — биология, создавшая эволюционное учение, экстраполировала представления о современной биосфере к ее истокам. По мере углубления знаний о молекулярной структуре и механизмах функционирования живых систем естествознание перешло от рассмотрения морфологических подобий живых и неживых систем к (био)химическим основам биопоэза. Старейшая из естественных наук — физика, по-существу, только сейчас начинает формулировать *систему* физических критериев предбиологической эволюции, биофизических представлений о сущности живого.

Важнейший вклад в решение проблемы внесла химия. В 1828 г. химики синтезировали мочевины, затем липиды, затем А. М. Бутлеров открыл реакцию синтеза сахаров из неорганических соединений. И стало ясно, что непреодолимой «химической» грани нет, что органика может быть синтезирована из неорганических соединений. Гипотезу панспермии (космического инфицирования Земли простейшими организмами или биомолекулами) мы здесь рассматривать не будем, поскольку проблемы биопоэза попросту переносятся ею с Земли в другие части Вселенной. Появляется все больше свидетельств тому, что для возникновения Жизни на нашей планете было достаточно Земли, Воды и Солнца.

Физические явления на древней Земле (термические, электрические, магнитные, оптические, гидродинамические, акустические), а также хи-

мические реакции (неорганические, органические, каталитические), связанные в открытых нелинейных гетерогенных системах синергетическими взаимоотношениями, определили абиогенный синтез, фракционирование и концентрирование простейших органических молекул, составивших основу современных био(макро)молекул, а также образование протоклеток — предшественников живых клеток.

Свидетельства существования жизни встречаются в самых древних породах земной коры. От начальных этапов существования нашей планеты не осталось прямых геологических следов, которые, в принципе, могли бы иметь следы жизни. А самые древние следы жизни в виде кусочков графита с измененным изотопным составом углерода выявляются в сохранившихся породах возрастом 3,8 млрд лет. Когда живые организмы синтезируют органические вещества из углекислого газа, происходит фракционирование изотопов. По соотношению изотопов в этом древнем углероде можно предполагать, что уже 3,8 млрд лет назад на Земле была жизнь. Но, с другой стороны, фракционирование изотопов углерода может происходить и без участия живых организмов в ходе некоторых геологических процессов, связанных с термодиффузией. Более поздние свидетельства (3,7 млрд лет назад) основаны на изучении не только изотопного состава углерода, но и других элементов. Вероятность появления такого изотопного состава без участия живых существ очень мала. Эти свидетельства достаточно надежны.

Можно считать достоверным, что 3,5 млрд лет назад жизнь уже была. Есть даже окаменевшие микроорганизмы, следы жизнедеятельности в виде слоистых известковых напластований сложной формы, которые называются строматолитами. Вообще же у живой клетки, такой как бактериальная, в принципе, не очень много возможностей сохраниться в ископаемом состоянии. Находки самых древних микроорганизмов очень редки. Многочисленные остатки микроорганизмов начинают встречаться гораздо позже, когда их становится много и разных. А окаменелостей, относящихся к архейской эре, которая закончилась 2,5 млрд лет назад, не так много.

Прежде чем мы будем говорить о спонтанных природных физико-химических процессах, которые могли бы привести к возникновению предшественников живых клеток, мы обратимся к идеям 30–70-летней давности относительно процессов еще более далеких, по-видимому, имевших место на Земле более 3-х млрд лет назад. Речь пойдет не только о «биохимическом предопределении» появления живого, но и о более раннем, базовом «физико-химическом, геофизическом предопределении». Мы опираемся на классические исследования и публикации А. И. Опарина, Дж. В. С. Холдейна, Дж. Д. Бернала, М. Г. Руттена, их последователей.

Распространенные в научном мире гипотезы возникновения жизни, в принципе, можно отнести к двум полярным группам. Обе химические: одна — структурная, другая — кинетическая. В обоих случаях все начинается с малых молекул, образующихся абиогенным путем [15]. И гипотезы эти дополняют друг друга.

Одни гипотезы полагают, что исходно, минуя эволюционный отбор в составе сложной биомакромолекулярной системы, *случайно* образовался носитель наследственной информации — «штамп» (репликатор крупная молекула), способный к самовоспроизведению (например, ДНК или РНК). Гипотеза «белок — основа жизни» имеет исключительно историческую ценность, поскольку материально не поддерживает функцию наследственного консерватизма. ДНК — «хранитель» инструкций о синтезе белков, которые, однако, нельзя исполнить без участия тех же белков. И хотя ДНК — «самая главная молекула», вопрос, какая же из молекул «главнее», остается без ответа. Ответ и не нужен, поскольку столь же бессмысленен, как и ответ на вопрос, что важнее в компьютере: «хард» или «софт».

Согласно другим гипотезам, вначале «закрутился» метаболизм, в процессе которого малые молекулы образовали сеть химических реакций — метаболические циклы. Когда сформировалась Земля, то в ее поверхностных областях (атмосфере, литосфере, гидросфере) начались всевозможные химические процессы, стали возникать круговороты, из космоса продолжали падать фрагменты протопланетного облака, что-то поднималось из недр, что-то крутилось в первичной атмосфере. Неорганические соединения вступали в химические реакции, шли разнообразные химические превращения. На этом этапе могла возникнуть своеобразная конкуренция за субстрат, своего рода химический естественный отбор между различными химическими процессами. Побеждает та реакция, которая идет быстрее, а быстрее идет та реакция, у которой найдется хороший катализатор. Так вот, некоторые органические молекулы обладают свойствами сильных катализаторов. И если удачно сложатся обстоятельства, то может возникнуть так называемый автокаталитический цикл — это, по сути дела, цепная реакция, которая катализируется за счет собственного продукта.

Предполагается, что первичные метаболические циклы усложнились и сцеплялись с соседними, составляя совместно низкомолекулярную память. В первом случае речь идет о сосредоточенном носителе наследственной памяти, во втором — о распределенном. Ранее идею о «распределенной памяти» в самом общем виде предложил А. Н. Зайкин [16]. Им было высказано достаточно парадоксальное соображение о том, что в биологических системах в распределенной активной среде возможна морфологически недетерминированная связь посредством информационных взаимодействий.

Теории, предполагающие, что «вначале был репликатор», должны объяснить, как столь сложная молекула могла спонтанно возникнуть и эволюционировать в относительно простой системе без участия в естественном отборе в качестве компонента сложной системы. Такого рода теоретические попытки, эффективные, но не завершённые экспериментально, были предприняты М. Эйгеном и его последователями («гиперциклы») [17, 18]. Версии, утверждающие, что «вначале был метаболизм», должны

доказать, что на первобытной Земле существовали предпосылки для образования и поддержания химических сетей, способных к расширению и эволюции. Оба соображения соответствуют «химико-биологической» версии, принятой NASA (НАСА — Национальное управление США по аэронавтике и исследованию космического пространства): «Жизнь — это самоподдерживающаяся химическая система, подверженная дарвиновскому отбору». Увы, в этом определении главенствуют внешние проявления, а не принципы и движущие силы биологической эволюции.

Первоначальные этапы добиологической эволюции, по всей видимости, были связаны с физическими и физико-химическими основами абиогенной самоорганизации. Физические принципы имеют в данном случае более общий характер, нежели их конкретные химические воплощения. В настоящей главе, наряду с широко обсуждаемыми химическими подходами, на основании известных экспериментов и гипотез, а также собственных исследований авторы излагают некоторые соображения о физических аспектах возникновения предшественников живых клеток.

Одной из физических проблем возникновения живых систем является проблема возникновения информации: был ли выбор решений на важнейших стадиях предбиологической эволюции случайным или предопределенным. В первом случае информация создавалась в процессе эволюции, во втором — реализовалась информация, нецеленаправленно заложенная (скрытая) в неживой системе. Выявление факторов селективного преимущества и механизмов их действия в предбиологических системах на разных стадиях эволюции позволит ответить на этот вопрос.

Для решения проблем, связанных с возникновением предшественников клеток, обладающих необходимым набором свойств живых клеток — дискретностью, неравновесностью, определенным ионным составом, хиральной чистотой белков, сахаров и липидов, аппаратом конвариантного матричного синтеза, способностью к самовоспроизведению, возбудимостью и подвижностью, — необходимо согласование двух подходов: экстраполяции свойств известных неравновесных систем на все более сложные иерархические системы и реконструкции возможного пути эволюции наиболее простых живых систем и их подсистем. При движении «снизу», т. е. от геохимических систем к биохимическим, необходимо выяснить, какие именно системы обладали свойствами, достаточными для возникновения предшественников клеток. При движении «сверху» — какие свойства систем были необходимы для реализации того или иного пути эволюции пробионтов. Таким образом, могут быть получены *необходимые и достаточные условия* возникновения предшественников клеток.

Опубликованная в 1924 г. книга А. И. Опарина «Возникновение жизни на Земле» стимулировала интерес ученых к проблемам происхождения жизни и абиогенного синтеза. Проблемами абиогенного синтеза занимался академик А. Н. Бах, сотрудником которого удалось показать, что в ре-

акциях формальдегида с цианидом могут образовываться аминокислоты, которые затем конденсируются с образованием олиго- и полипептидов. Но особенно успешными были серии экспериментов, проведенные в начале 1950-х гг. С. Миллером, бывшего тогда аспирантом известного физхимика Г. К. Юри, нобелевского лауреата.

В первых экспериментах Миллера при коронном электрическом разряде в смеси газов NH_3 , H_2 , CH_4 и насыщенного водяного пара (имитировавших молнии и древнюю атмосферу), продолжавшихся несколько дней, образовывались аминокислоты и некоторые другие органические соединения, характерные для современных организмов. Эти эксперименты были затем многократно и успешно повторены в разных лабораториях. При вариациях химического состава смеси (добавлении HCN , формальдегида, H_2S и т. д.) и замене электрического разряда на ультрафиолет или тепловое воздействие удалось получить не только аминокислоты, но и некоторые нуклеиновые основания, порфирины, сахара, компоненты липидов. К настоящему времени практически все основные биологически важные органические соединения были получены в лабораторных экспериментах, моделирующих условия, существовавшие около 4 млрд лет назад в различных местах на Земле.

Позже, однако, значение экспериментов Миллера было поставлено под сомнение. Согласно геологическим данным, полученным к 1990-м гг., в атмосфере древней Земли было много углекислого газа, который не входил в состав газовой смеси в опытах Миллера. В присутствии CO_2 синтез аминокислот из неорганических газов поначалу осуществить не удавалось. Эту проблему смогли преодолеть в 2008 г. последователи Миллера. Они обнаружили, что молнии все-таки могут стимулировать синтез аминокислот в газовой смеси, содержащей CO_2 , если туда добавить некоторые дополнительные вещества, которые вполне могли присутствовать в первичной атмосфере.

Однако молнии были далеко не единственными производителями органики на древней Земле. На сегодняшний день известны еще по крайней мере две надежные, реально работающие «фабрики» абиогенной органики: космос и гидротермальные источники. Синтез органики мог происходить в протопланетных облаках, которые вращались вокруг звезд второго поколения. Еще до того, как сформировались планеты, на этих разрозненных частицах материи мог идти синтез органических соединений, и это продемонстрировано экспериментально. Ключевую роль здесь играют частицы, содержащие никель, железо и кремний, они работают как катализаторы, а синтез органики идет из таких веществ, как оксид углерода, угарный газ, цианистый водород. Показано, что уже в протопланетном облаке могли синтезироваться такие соединения, как аминокислоты или азотистые основания, — а это химические основы тех биополимеров, из которых состоит живая клетка. Поэтому, в принципе, Земля могла иметь некоторое количество органики с самого момента своего возникновения.

Рассмотрим подробнее одну из космических гипотез. Принципиальная возможность абиогенного синтеза простейших органических соединений в условиях древней Земли еще не может свидетельствовать об образовании достаточного их количества для перехода на стадию конкурентной полимеризации и взаимодействия полимеров, ионов и первичных неорганических катализаторов в водной среде. Разумеется, речь должна идти о локальных их концентрациях, превышающих пороговые, минимально необходимые. Совершенно не очевидно, что относительно близкая к равновесным условиям земная среда могла обеспечить это условие.

В. Н. Снытников дает оценку количества простых соединений С, N, O, необходимого для абиогенного синтеза первичных органических соединений, и приходит к выводу, что, с учетом «выхода», их должно было бы быть на порядок больше, чем имелось на поверхности Земли и в ее коре [19]. И поэтому вопрос об абиогенном синтезе первичного пребиотического вещества скорее всего может найти свое решение как астрофизическая или астрохимическая проблема. Иными словами, автор статьи, как и многие другие исследователи, считает указанную проблему не планетарной (гипотеза Опарина—Холдейна), а космической (гипотеза Аррениуса или «панспермии»), относит ее с земной стадии на стадию формирования планет. Он пишет, что для высокой производительности синтеза добиологическая эволюция на первых химических этапах должна была быть каталитической с включением твердой фазы. Для самого синтеза предложен реактор, подобный тому, как звезды представляют собой реакторы синтеза химических элементов.

Области развития гравитационных неустойчивостей были, предположительно, местом зарождения крупных, многокилометровых первичных тел и протопланет. Вместе с тем в этих сгустках с подвижной твердой фазой мог осуществляться каталитический абиогенный синтез органических соединений. Предполагается, что стадия «астрокатализа» для первичного абиогенного синтеза основной массы органических соединений соответствует этапу формирования крупных тел в Солнечной системе. Постулируется, что абиогенный синтез первичных органических соединений проходил непосредственно при формировании первичных тел и протопланет при развитии гравитационной коллективной неустойчивости с одновременным объединением множества малых тел. В этих сгустках давление газа на какие-то промежутки времени и в зависимости от расстояния до протозвезды превышает десятки атмосфер. Высокое содержание водорода и гелия ограничивало повышение температуры в волне, так как эти газы обладают высокой теплопроводностью. Большое количество гелия (свыше 20 %) обеспечивало поставку энергии для эндотермических реакций и снимало тепло экзотермических реакций. Волна действовала как химический реактор, аналогичный по типу промышленным реакторам с «псевдооживленным» катализатором. Это один из самых эффективных, но вместе с тем сложных в эксплуатации типов промышленных реакторов.

Дальнейшая эволюция вещества представляется следующей. При увеличении массы органических соединений волна способна была коллапсировать в сгусток вещества. В ближней к Солнцу зоне сгусток двигался, теряя водород, гелий и легкую органику под действием солнечного ветра и излучения. В дальней зоне образующиеся холодные планеты сохраняли эти газы, вступая в геологическую или, при подходящих условиях, в геобиологическую эволюцию. Основная масса органического вещества и метана из зоны первичного синтеза разрушалась, попадая на Солнце и развеиваясь в космосе. Однако тяжелые и сложные органические соединения при исходно большой своей концентрации могли сохраниться и стать основой для возникновения биологического сообщества. А отбор веществ на химической стадии мог происходить не только в обычных земных условиях, но и в космосе. Следы этих процессов следует искать на метеоритах и астероидах, на спутниках планет, там, где не было геологической эволюции.

Действительно, в представлениях астрокатализа, неявно предполагающего самоорганизацию реакционной среды с автокатализом, данная версия синтеза исходных органических соединений, наряду с другими, представляется заслуживающей внимания, однако вопрос относительно путей их доставки в земные «дарвиновские лужи» остается далеко не ясным. Он тот же, что и для процессов «холодного» земного синтеза: «Как происходит концентрирование и фракционирование исходных органических соединений?»

Среди трех типов биомакромолекул, имеющих биологическую осмысленность в последовательностях аминокислот в белках или нуклеотидов в ДНК и РНК, наиболее очевидны структурные, каталитические или энергопреобразующие функции белков. Что касается макромолекулярных хранителей и переносчиков биологической информации, то следует констатировать, что ДНК более устойчива, чем РНК, более подходит на роль хранителя информации и дольше живет, а РНК — молекула недолговечная, особенно при высоких температурах. РНК — молекула химически активная: она активно сворачивается в разные трехмерные конструкции, вступает в реакции, в том числе как катализатор. А ДНК — инертная молекула, хотя основа та же — последовательность нуклеотидов. Поэтому, в принципе, можно представить, что молекулы ДНК изначально возникли как некая консервативная стадия в жизненном цикле РНК.

Более полувека известно, что ДНК — хранитель и носитель первичной информации о белках и через них — о клетках и организмах. РНК выполняет роль посредника между ДНК и белками, т. е. генетическая информация переписывается с ДНК на РНК, а потом РНК служит матрицей для синтеза белка. Возникает вопрос: зачем вообще нужна РНК, если можно было бы сразу на основе ДНК строить белок. С химической точки зрения они похожи. В принципе, можно вообразить организм, в котором нет РНК, а только ДНК и белки, но таких клеточных форм жизни в природе не существует.

С 80-х гг. прошлого века, когда были открыты каталитические функции РНК, этот класс молекул стал считаться кандидатом на роль «первой молекулы жизни».

Оказалось, что некоторые молекулы РНК могут фактически заменять белки, выполнять функции ферментов. Стало ясно, что теоретически возможен организм, в котором нет ни белков, ни ДНК, а есть только РНК. То, что РНК может заменить ДНК, и раньше было известно, потому что были известны РНК-вирусы, т. е. вирусы, у которых хранителем наследственной информации служат РНК. Получалось, что РНК могут заменить собой и ДНК, и белки. Показалось, что на определенном этапе жизнь могла состоять из РНК-организмов.

Скорее всего, первыми репликаторами действительно были молекулы РНК, катализирующие синтез собственных копий. Существует даже общее понятие «мир РНК».

Из оставшихся загадок ключевое значение имеет проблема появления у молекул РНК способности к самовоспроизведению. Однако и эта проблема постепенно решается в ходе модельных экспериментов. Очередной важный шаг в этом направлении сделали Трейси Линкольн и Джеральд Джойс из США. Исследователям удалось подобрать несколько пар молекул РНК с каталитической активностью (рибозимов), которые успешно реплицируют (синтезируют копии) друг друга. В результате такой взаимной репликации популяция рибозимов может расти в геометрической прогрессии сколь угодно долго — для этого нужно только исправно снабжать растущую популяцию необходимыми «ресурсами», т. е. исходными материалами для синтеза новых молекул РНК. В данном случае процесс идет без участия белковых ферментов. Единственное, что не позволяет назвать этот результат окончательным решением проблемы самовоспроизведения РНК, — это природа субстрата. Размножающиеся пары рибозимов не могут использовать в качестве исходного материала для сборки новых молекул РНК отдельные рибонуклеотиды: они пока умеют работать лишь с олигонуклеотидами, т. е. с довольно длинными фрагментами РНК, состоящими из многих рибонуклеотидов.

До недавнего времени существовал разрыв в нашем знании относительно средней среди трех условных стадий возникновения жизни на Земле естественным путем — стадии между предбиологической (молекулярно-химической) и биологической (клеточной) стадиями. Сейчас появилась возможность изучить в модельных экспериментах стадию возникновения непосредственных предшественников клеток. В России и США в настоящее время ведутся работы по созданию искусственных протоклеток, пузырьков с липидной оболочкой, способных поглощать нуклеотиды из окружающей среды и осуществлять репликацию РНК или ДНК, осуществлять важнейшие метаболические процессы, процессы ферментативного преобразования энергии и биосинтеза.

В бесперспективной дискуссии XX в. относительно «самой главной молекулы» прав оказался Фридрих Энгельс, но не потому, что его не со-

всем точно цитировали («белок — основа жизни»), а потому, что, согласно научным представлениям его времени, протоплазма клеток и есть белок. Сведения о белках-полипептидах появились много позже. Жизнь есть система множества составляющих ее и синергетически взаимодействующих компонентов. Абиогенный синтез простых органических веществ — «строительных блоков» для более сложных соединений, таких как белки и нуклеиновые кислоты, — уже не представляется проблемой. Аминокислоты (составные части белков), азотистые основания и сахара (составные части нуклеотидов, из которых состоят нуклеиновые кислоты), а также другие важные молекулы могли синтезироваться абиогенно несколькими разными способами. Трудно представить себе, каким образом концентрировались предшественники биомолекул в протоклетках, понять, как из этих блоков могли сами собой собраться первые репликаторы — молекулы или комплексы молекул, способные к самовоспроизведению, каким образом самоорганизовалось их коллективное поведение, положившее начало симбиотическому запуску биосинтеза и метаболизма. Естественнее представить возникновение современной «типовой» клетки в качестве результата коллективного творчества ансамбля разнообразных протоклеток на переходном этапе к биологической эволюции, нежели самоорганизацию внутри одной группы или группы одинаковых предшественников.

Из самых общих соображений мы можем предполагать, что все живое на Земле происходит от единообразной исходной популяции клеток. Прежде всего потому, что жизнь имеет клеточные формы, по всей биосфере Земли существует один и тот же генетический код, одинаковы рибосомы, транспортные РНК, подобны основные метаболические пути у всех форм жизни, а обмен генами, который сегодня распространен в мире бактерий, — важнейшее свойство жизни с самого ее начала. Сконструировано даже имя для гипотетического общего предка всего живого — последнего универсального общего предка архебактерий (архей), бактерий и эукариот. Этот предок — Лука (LUCA, от англ. *last universal common ancestor*) — дал две ветви потомков — бактерий и архей. От последней ветви, используя возможности симбиоза, отделилась линия ядерных организмов, эукариот. Предположительно, ядерные организмы отделились от архебактерий около 2,4 млрд лет назад. Время появления самого Луки и его бактериальных потомков оценить трудно, однако траектория его жизни, в принципе, поддается расшифровке. Такого рода исследование базируется на свойствах геномов и белков общих предков. «Жил» он несколько менее 4 млрд лет назад и, по всей видимости, не был каким-то одним конкретным микроорганизмом, а скорее являл собой некое сообщество микроорганизмов, которые участвовали в примитивной симбиотической самоорганизации и, в частности, активно обменивались между собой генами.

Теоретическая и экспериментальная реконструкция этого общего предка бактерий, архей и эукариот занимает исследователей всего мира. Их усилия направлены на выяснение его облика, метаболизма, генома, условий и време-

ни его существования, так как в этом состоит существо переходного процесса от физико-химической предбиологической к биологической эволюции.

Французские исследователи из Лаборатории биометрии и эволюционной биологии Лионского университета Клода Бернара и Лаборатории информатики, робототехники и микроэлектроники в Монпелье при Национальном центре научных исследований по реконструированному геномным последовательностям оценили оптимальную температуру для роста гипотетических предков бактерий, архей и эукариот. Они показали, что эта температура не превышала 50–60 °С. Зато предки бактерий и архей предпочитали перегретые условия (> 80 °С). Адаптация к гипертермофильности у бактерий и архей была достигнута независимо — вероятно, вследствие замены РНК-наследования ДНК-наследованием. Эти данные могут коррелировать с особенностями климатических условий на древней Земле.

Для реконструкции геномной последовательности Луки ученые построили филогенетическое древо бактерий, археобактерий и эукариот. В пределах бактериальной ветви термостабильность постепенно снижалась, т. е. бактерии по мере развития учились существовать в условиях всё более прохладного климата. Считается, что Лука мог быть представителем «РНК-мира», обладателем РНК-наследственного аппарата. Местом его обитания были особые биотопы с пониженной температурой (например, приполярные области). Затем две группы его наследников независимо приобрели ДНК — возможно, с помощью горизонтального переноса от вирусоподобных организмов. ДНК более устойчивы к высоким температурам, чем РНК, поэтому биологически целесообразное приобретение позволило бактериям и археям расселиться широко по всей Земле [20].

4.3. Ионная и хиральная асимметрия как физические факторы биогенеза и онтогенеза

Развитие Вселенной с момента ее возникновения выглядит как непрерывная последовательность нарушений симметрии... Феномен жизни естественно вписывается в эту картину.

Ф. Дж. Дайсон

4.3.1. Дискретность. Роль двух фундаментальных асимметрий в происхождении Жизни

Живая природа использовала все размерности окружающего нас реального физического мира. К точечным компонентам живого, крайне малым по сравнению с размерами организмов или клеток, можно отнести,

например, неорганические ионы и молекулы воды. К одномерным (линейным) компонентам следует отнести неразветвленные полимеры — белки и нуклеиновые кислоты. К двумерным — мембраны, к трехмерным — объемные образования — клетки и органеллы, формируемые компонентами более низких размерностей.

В классических гипотезах А. И. Опарина, Дж. Б. С. Холдейна, Дж. Д. Бернала, С. Фокса и их последователей, посвященных моделям происхождения предшественников клеток, предполагается, что коацерваты Опарина, протеиноиды Фокса, маригранулы Эгами и т. д. в определенных условиях покрываются оболочкой, напоминающей клеточную мембрану. Однако существенно, что все предложенные ранее модели протоклеток исходно строились как термодинамически равновесные, тогда как все живые системы — принципиально неравновесны. Главная идея развиваемой В. А. Твердословым и Л. В. Яковенко (МГУ им. М. В. Ломоносова) новой гипотезы состоит в том, что, в отличие от классических, в ней теоретически и экспериментально обосновывается первичное образование термодинамически неравновесных дискретных предшественников живых клеток.

Нам, землянам, известны исключительно дискретные формы жизни — одноклеточные и многоклеточные организмы. Размеры живых клеток достаточно разнообразны, однако их средний размер составляет несколько микрометров. По-видимому, эта величина обусловлена диффузионными ограничениями, восходящими к стадии добиологического образования предшественников клеток и обусловленными необходимостью соответствия скорости работы белков-ферментов и диффузионного обеспечения их молекулами субстратов.

Наиболее распространенные представления о происхождении предшественников клеток основаны на свойствах равновесных гетерогенных термодинамических систем, в то время как живые клетки — существенно неравновесные системы. Все живые клетки являются дискретными образованиями, значительно удаленными от состояния термодинамического равновесия. Первичной основой этого служит асимметричное распределение неорганических катионов между клетками и окружающей средой — натрия и калия, магния и кальция. Все живые клетки, в большей или меньшей степени, аккумулируют ионы калия из обогащенной ионами натрия внешней среды, такой как морская вода или кровь (лимфа) млекопитающих. То же относится и к основным двухвалентным катионам — кальцию и магнию (рис. 4.2). Без специализированных механизмов поддержания ионной асимметрии мембранными насосами, приобретенными уже в ходе биологической эволюции, электрохимические градиенты в живых клетках исчезают.

Ионная асимметрия между клеткой и средой уже на самых ранних стадиях добиологической эволюции обеспечивала существенное эволюционное преимущество протоклеткам, ею обладавшим. За счет ионной асимметрии создавался запас свободной энергии, необходимый для осуществления энергоемких внутриклеточных процессов, сопряженных про-

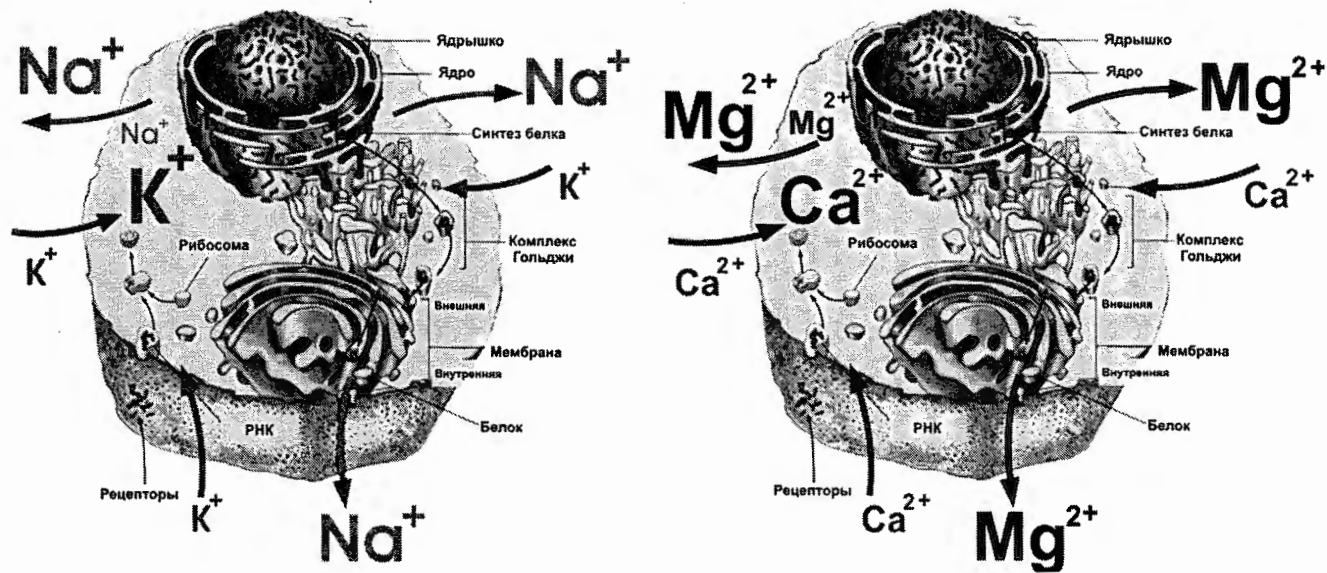


Рис. 4.2. Схемы трансмембранного переноса одно- и двухвалентных катионов в клетках, обеспечивающего их термодинамическую неравновесность (крупные символы соответствуют областям, в которых концентрация этих ионов высока, а малые – низка)

цессов переноса веществ через мембраны. Кроме того, этот тип асимметрии мог играть и информационную, сигнальную роль, поскольку нарушение целостности мембраны протоклетки сразу обнаруживалось по возникавшим при этом ионным токам.

Еще одной уникальной находкой природы стало использование одномерных (неразветвленных) полимерных цепей — белков и нуклеиновых кислот — в качестве информационно-значимых молекул (напомним, что запись информации на магнитных и оптических носителях также является одномерной). Необходимое условие для этого — *хиральная чистота* мономеров: L-аминокислот и D-сахаров. В 1904 г. лорд Кельвин в своей лекции в Балтиморе, посвященной динамике молекул и волновой природе света, дал общее определение хиральных объектов («*хиральность*» — от греческого *χείρ* — рука). Вне зависимости от своей физической природы, *хиральным объектом* считается тот, который не может быть совмещен со своим отображением в плоском зеркале: ни перемещениями, ни поворотами, ни изменениями масштаба. Наши левые и правые руки — хиральные объекты. Как герой пьесы Ж.-Б. Мольера «Мещанин во дворянстве» не подозревал, что говорит прозой, так мы обычно не замечаем, что живем в мире хиральных предметов и образов — от галактик и живых организмов до элементарных частиц.

Жизнь на Земле построена на основе углерода. Углерод может образовывать четыре равноценные химические связи, направленные из центра правильного тетраэдра к его вершинам.

К хиральным веществам относятся соединения, включающие асимметричный атом углерода с четырьмя различными заместителями, образующими с ним ковалентные связи. Они образуют зеркальные изомеры — энантиомеры, обладающие оптической активностью — способностью вращать плоскость поляризации света (L — влево, D — вправо). Зеркальные изомеры хиральных соединений — энантиомеры — аминокислот, сахаров, фосфолипидов несимметричны по их содержанию в биосфере.

В химических синтезах, природных и промышленных, образование L- и D-энантиомеров хиральных соединений равновероятно, если синтез не стереоспецифичен. Образуется смесь с равными концентрациями L- и D-энантиомеров — рацемат. По многим физико-химическим параметрам энантиомеры не отличаются. Однако в живых клетках для рибосомального синтеза белков используются только L-аминокислоты (рис. 4.3), а в состав нуклеиновых кислот входит только D-рибоза, являющаяся, как и все сахара в биосфере, D-изомером.

Впервые нарушение зеркальной симметрии наблюдал Луи Пастер, известный миру более как микробиолог. В 1848 г. он открыл, что виноградная кислота в результате кристаллизации превращается в смесь L- и D-изомеров кристаллов винной кислоты. Кислота, получающаяся из D-кристаллов, совпадает с винной кислотой, образующейся при брожении виноградного сока; кислота, получающаяся из L-кристаллов, не наблюдается в природе.

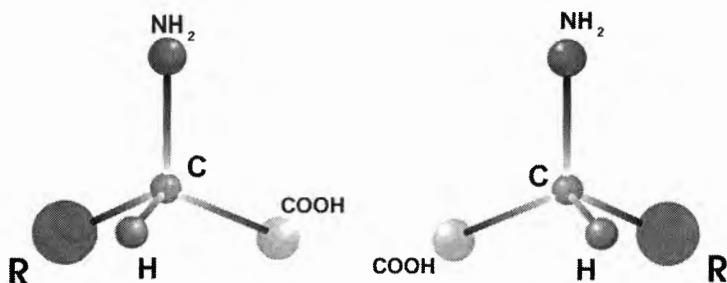


Рис. 4.3. Зеркальные изомеры L- и D-аминокислот

Естественный вопрос, зачем нужна гомохиральность живым системам, имеет общий и вполне ясный ответ. Гетерохиральные неразветвленные биополимеры (нуклеиновые кислоты и белки) потеряют свою пространственную уникальность (стереоспецифичность), если в них случайным образом будут входить мономеры-энантиомеры. Гетерохиральные (по дезоксирибозе) ДНК потеряют необходимое свойство комплементарного взаимодействия в двойной спирали. Белки-ферменты, рецепторы, переносчики также утратят свою уникальную пространственную конфигурацию, необходимую для специфического комплементарного узнавания своих субстратов. Вместе с тем и другие хиральные участники межмолекулярных взаимодействий также должны иметь уникальную трехмерную структуру. Можно представить себе и такую ситуацию, что в биополимерах, например в белках, строго определенным образом сочетаются L- и D-изомеры аминокислот. В таком случае неизмеримо возрос бы необходимый ресурс генетической информации: триплетный код из четырех нуклеотидов в ДНК стал бы недостаточен для кодирования (сейчас избыточного) 20-ти представленных в биосфере аминокислот.

По основным физико-химическим параметрам энантиомеры не различаются и в обычных химических реакциях образуются в равных количествах, составляя рацемическую смесь. Однако в живых клетках, как мы уже говорили, для рибосомального синтеза белков используются только L-аминокислоты, а в состав нуклеиновых кислот входят только D-сахара. Биологический смысл хиральной чистоты биосферы понятен: гомохиральность белков и нуклеиновых кислот обуславливает стабильность их структур, обеспечивающих их функционирование, и, кроме того, для биохимических преобразований гомохиральных соединений требуется гораздо меньше ферментов, чем для таких же преобразований гетерохиральных соединений.

На самом деле, хиральных соединений в живых организмах намного больше, чем аминокислот, углеводов и фосфолипидов, — не менее половины из всех типов биомолекул. По всем классам соединений биологические системы во всей биосфере гомохиральны (L или D). Это принципиально, и от этого свойства живой материи пошло представление о «хи-

ральной чистоте биосферы». Существенно, хотя обычно в общебиологическом плане не обсуждается, что все фосфолипиды в биосфере гомохиральны. Объяснение этому состоит в том, что «на входе» и «на выходе» их метаболизма стоят «хиральные фильтры» — ферменты.

Гомохиральность — обязательный критерий для всех участников всех метаболических путей всех живых организмов. Правда, имеются и исключения, как всегда, подтверждающие правило. Некоторые виды бактерий включают в свои оболочки сахара «левой» хиральности в качестве естественной защиты. Но эти молекулы — исключения, для которых существуют свои стереоспецифические ферменты.

Ввиду общности характера асимметрий (ионной — клеточной и молекулярной — хиральной) их следует считать двумя *фундаментальными асимметриями* в живых системах. Их всеобщность порождает вопрос и об общности их возникновения: возникли ли они в ходе биологической эволюции или их возникновение было предопределено физико-химическими факторами предбиологической эволюции.

О единстве происхождения ионной и хиральной асимметрий косвенным образом свидетельствуют расчеты затрат энергии, требуемой на их поддержание в клетке. Действительно, обе асимметрии отражают термодинамическое неравновесие: ионные градиенты стремятся к выравниванию, а неодинаковые концентрации L- и D-энантиомеров вызывают рацемизацию (усреднение) хиральной смеси. Для «обобщенной» живой клетки удивительно близкими оказываются оценки энергетической стоимости ионной Na/K- + Mg/Ca-асимметрии и L/D-асимметрии для хиральных соединений (без фосфолипидов): $\sim 10^{-12}$ Дж/клетку. Соответствующие расчеты, выполненные авторами [21], и комментарии приведены в следующем разделе.

4.3.2. Энергетическая стоимость хиральной чистоты белков, нуклеиновых кислот и липидов

При постоянных температуре и давлении изменение свободной энергии при рацемизации одного из энантиомеров хирального соединения имеет только энтропийную составляющую. В соответствии с формулой Шеннона

$$S = -k \sum_i p_i \ln p_i = -k(p_d \ln p_d + p_l \ln p_l) = -k[p \ln p + (1-p) \ln(1-p)], \quad (4.1)$$

где $p_d = p$ и $p_l = (1-p)$ — вероятности случайного выбора D- или L-изомера из смеси. Для хирально чистой системы энтропия, приходящаяся на одну частицу, равна $S = 0$, а для рацемической смеси энантиомеров $S = k \cdot \ln 2$, поскольку $p = 0,5$. Таким образом, изменение энтропии при об-

разовании по $N/2$ правых и левых изомеров из рацемической смеси, содержащей N частиц, составляет $\Delta S = -k \cdot N \cdot \ln 2$, а соответствующее изменение свободной энергии:

$$\Delta G = -T\Delta S = kT \cdot N \cdot \ln 2. \quad (4.2)$$

Оценим количество остатков аминокислот и сахаров в клетке.

Пусть радиус клетки равен r , ее средняя плотность ρ и массовые доли органических веществ в ней равны w_i (%), где $i = 1, 2, 3$ для белков, углеводов и нуклеиновых кислот соответственно. Средние молярные массы этих веществ обозначим через M_i . Тогда количество хиральных частиц в объемной фазе клетки составит

$$N = N_A \frac{4\pi r^3 \rho}{300} \sum_{i=1}^3 \frac{w_i}{M_i}, \quad (4.3)$$

а минимальная свободная энергия, необходимая для выделения из рацемической смеси $2N$ частиц двух хирально чистых систем, содержащих по N энантиомеров каждая, равна

$$\Delta G_{ANS} = kT 2N \ln 2 = \frac{8\pi r^3 \rho RT \ln 2}{300} \sum_{i=1}^3 \frac{w_i}{M_i}. \quad (4.4)$$

Детальный химический состав клетки сильно зависит от ее типа. Однако для оценок можно использовать данные для любой хорошо изученной клетки. Известны данные по химическому составу клетки *E. coli* (% масс.): белки — 15, ДНК — 1, РНК — 5, углеводы — 3. Средние молярные массы (в а. е. м.) для аминокислот, сахаров и остатков нуклеиновых кислот можно принять равными 115, 170 и 340 соответственно. Размер клетки пока возьмем 6 мкм, т. е. равным промежуточному значению между типичными размерами прокариот и эукариот. Плотность клетки примем равной плотности воды. Подставив эти данные в приведенное выше выражение, получим

$$\begin{aligned} \Delta G_{T,P} &\approx 8 \cdot 3,1 \cdot 27 \cdot 10^{-18} \cdot 10^3 \cdot 8,3 \cdot 0,7 \cdot \left(\frac{15}{115} + \frac{3}{170} + \frac{7}{340} \right) \approx \\ &\approx 4 \cdot 10^{-12} \cdot 0,17 \approx 7 \cdot 10^{-13} \text{ Дж}. \end{aligned} \quad (4.5)$$

При обсуждении проблемы хиральной чистоты биосферы, как правило, рассматриваются только аминокислоты и нуклеиновые кислоты, а липиды обычно не упоминаются. Поскольку фосфолипиды представляют собой двойные сложные эфиры жирных кислот и 3-фосфоглицерина, обычно, с модифицированной фосфатной группой, то средний атом углерода в остатке глицерина оказывается хиральным. Поэтому фосфолипиды могут

существовать в виде двух стереоизомеров: L и D, но в живой природе встречаются только L-фосфолипиды [15]. Механизмы такой селективности принципиально отличны от механизмов отбора энантиомеров аминокислот и нуклеиновых кислот.

Поскольку от конформации молекул липидов процессы биосинтеза явно не зависят, клетке должно было бы быть безразлично, какие стереоизомеры входят в состав ее мембраны. Скорее всего, так и было в случае предшественников протоклеток, когда фосфолипидные мембраны формировались спонтанно из тех липидных компонентов, которые были им доступны, т. е. имелись в достаточном количестве в окружающей среде.

Однако при переходе протобионтов к автономному существованию ситуация изменилась, поскольку протоклетка должна была синтезировать липиды сама. Ферменты липидного обмена современных прокариот обладают практически абсолютной специфичностью к L-фосфолипидам. Оптимальная структура каталитического центра для синтеза L-фосфолипидов должна сильно отличаться от таковой для D-фосфолипидов (из общих соображений: они довольно протяженны и должны быть зеркально симметричными, т. е. малыми изменениями структуры фермента изменить его специфичность не удастся). Видимо, фермент для синтеза L-фосфолипидов, построенный из L-аминокислот, «дешевле» или эффективнее соответствующего фермента для синтеза D-фосфолипидов.

С другой стороны, стабилизация структуры клеточной мембраны белками предполагает белково-липидные взаимодействия. Возможно, энтальпия образования белково-липидного комплекса из компонентов одной хиральности по абсолютной величине больше энтальпии образования комплекса из гетерохиральных компонентов. Тогда это могло бы послужить фактором преимущества при отборе липидов в ходе эволюции протобионтов.

Энергетическую стоимость создания хирально чистой бислойной липидной мембраны у модельной клетки диаметром 6 мкм можно оценить следующим образом. Считая, что одна молекула фосфолипида занимает площадь $S_0 = 0,4 \text{ нм}^2$, в бислойной сферической мембране такой клетки будет содержаться

$$N = 2 \frac{4\pi r^2}{S_0} \approx \frac{24 \cdot 9 \cdot 10^{-12}}{40 \cdot 10^{-20}} = 5,4 \cdot 10^8 \text{ молекул фосфолипидов.} \quad (4.6)$$

Уменьшение энтропии при разделении смеси $2N$ частиц двух сортов на две системы, каждая из которых содержит по N частиц одного сорта, составляет

$$\Delta S = k2N \ln 2. \quad (4.7)$$

Поэтому изменение свободной энергии при формировании хирально чистой бислойной липидной мембраны из рацемической смеси фосфоли-

пидов вдвое большего объема примерно равно 10^{-14} Дж·К⁻¹. При 300 К такому изменению энтропии соответствует увеличение свободной энергии на

$$\Delta G_L = T\Delta S_L = \frac{16\pi r^2}{S_0} kT \ln 2 \approx 3 \cdot 10^{-12} \text{ Дж.} \quad (4.8)$$

Поскольку свободные энергии рацемизации липидов и остальных хиральных веществ зависят от объема (радиуса) модельной клетки поразному, существует такой размер клетки, при котором эти величины совпадают. Оценим его из условия, которое дает

$$r = \frac{600}{\rho N_A S_0 \sum_{i=1}^3 \frac{w_i}{M_i}} \approx \frac{600}{10^3 \cdot 6 \cdot 10^{23} \cdot 40 \cdot 10^{-20} \cdot 0,17} \approx 14 \cdot 10^{-6} \text{ м.} \quad (4.9)$$

Таким образом, для клетки диаметром 28 мкм энергии рацемизации липидного бислоя и объемной фазы совпадают и равны примерно $7 \cdot 10^{-9}$ Дж.

Для оценки энергетической стоимости ионной асимметрии рассмотрим клетку с окружающей средой как замкнутую систему. Свободная энергия каждой подсистемы равна

$$G_{T,P} = \sum_i \mu_i n_i, \quad (4.10)$$

где μ_i — электрохимический потенциал i -го компонента, n_i — число молей этого компонента в подсистеме. Изменение свободной энергии всей системы при изменении числа частиц в подсистемах равно

$$\Delta G_{T,P} = \Delta G_{T,P}^{(1)} + \Delta G_{T,P}^{(2)}, \quad (4.11)$$

или

$$\Delta G_{T,P} = \sum_i \left(\mu_i^{(1)} \Delta n_i^{(1)} + \mu_i^{(2)} \Delta n_i^{(2)} \right) = \sum_i \left(\mu_i^{(1)} - \mu_i^{(2)} \right) \Delta n_i^{(1)}, \quad (4.12)$$

поскольку $\Delta n_i^{(1)} = -\Delta n_i^{(2)}$.

Изменение числа молей компонента в клетке можно выразить в виде $\Delta n_i = \Delta c_i V$, где V — объем клетки, а электрохимические потенциалы ионов формально определяются соотношениями

$$\mu_i = \mu_i^0 + RT \ln c_i + z_i F \varphi, \quad (4.13)$$

где μ_i^0 — стандартный химический потенциал i -го иона, z_i — его валентность, φ — электростатический потенциал, F — число Фарадея. Следова-

тельно, изменение свободной энергии системы, сопровождающее изменение ионного состава клетки, можно записать в виде

$$\Delta G_{T,P} = RTV \sum_i \Delta c_i \left(\ln \left(\frac{c_i^{(1)}}{c_i^{(2)}} \right) - \frac{z_i F}{RT} \Delta \varphi_m \right), \quad (4.14)$$

где φ_m — мембранный потенциал клетки.

Используя значения внутриклеточных концентраций ионов для аксона кальмара, приведенные в табл. 4.1, получим:

$$\begin{aligned} \Delta G_{T,P} \approx & 8,3 \cdot 310 \cdot 1,1 \cdot 10^{-16} \cdot [0,35 \cdot (\ln 36 + 96500 / (8,3 \cdot 300) \cdot 0,05) - \\ & - 0,35 \cdot (-\ln 6 + 96500 / (8,3 \cdot 300) \cdot 0,05) - 0,34 \times \\ & \times (\ln 3 - 96500 / (8,3 \cdot 300) \cdot 0,05)] \approx 3 \cdot 10^{-13} \cdot 0,35 \cdot (4+2) \approx 6 \cdot 10^{-13} \text{ Дж.} \end{aligned} \quad (4.15)$$

Для клетки диаметром 28 мкм $\Delta G_{T,P} \approx 6 \cdot 10^{-12}$ Дж, поскольку ее объем почти на порядок больше.

Таким образом, энергетические затраты на отбор хирально чистых аминокислот и нуклеиновых кислот для небольших клеток практически совпадают с величиной свободной энергии, необходимой для создания ионной асимметрии, но почти на порядок меньше свободной энергии, необходимой для отбора одного из стереоизомеров липидов, входящих в бислойную липидную мембрану. Различие станет еще больше, если учесть наличие липидов во внутренних структурах клетки. Но, как мы уже говорили, гомихиральность фосфолипидов обусловлена не добиологическим выбором, а существующим метаболизмом липидов в клетке.

Знаменательно, что две основные асимметрии, характерные для живых систем, стоят, с энергетической точки зрения, практически одинаково. Это наводит на мысль о том, что в ходе добиологической эволюции они возникли в результате процессов одной природы и в одном и том же месте. Но где? И какие именно процессы привели к возникновению этих асимметрий?

Исходя из сказанного, можно думать, что бифуркации, в результате которых появились две неравновесные асимметрии, фундаментальные для живых систем, могли возникнуть и, вероятно, возникли в одно и то же время и в одном и том же месте в ходе общих процессов. Это место — неравновесная граница океан — атмосфера.

Таблица 4.1

Концентрации ионов для аксона кальмара

	Концентрации ионов, ммоль/л		
	K ⁺	Na ⁺	Cl ⁻
Снаружи	10	420	500
Внутри	360	70	160

Поверхность Земли получает от Солнца световой энергии в среднем немного более $10 \text{ мВт} \cdot \text{см}^{-2}$. Эта энергия поглощается в верхних слоях океана толщиной в десятки метров, а излучается обратно из слоя толщиной в доли миллиметра. Это связано с тем, что поглощается свет во всем диапазоне солнечного спектра, а излучается в инфракрасной (тепловой) области. Поскольку вода хорошо поглощает инфракрасный свет, он может излучаться только из тонкого верхнего слоя океана.

Морская поверхность является термодинамически неравновесной структурой, поскольку испарение воды и инфракрасное излучение в атмосферу охлаждают на $0,5-1,0^\circ$ поверхностный слой в $100-300 \text{ мкм}$. В результате на поверхности океана образуется тонкая «холодная пленка». В возникающем значительном градиенте температуры могут происходить термодиффузионные процессы разделения ионов и органики, могут формироваться регулярные динамические структуры (колебательные и волновые).

4.3.3. Гипотетический сценарий происхождения предшественников клеток

Рассмотрим несколько соображений общего характера относительно формирования прототипов клеток в природных условиях.

Основными постулатами будем считать следующие:

- Период «абиогенной молекулярной эволюции» обеспечил необходимыми органическими веществами процесс самоорганизации протоклеток.
- Начальные стадии предбиологической эволюции происходили в «первичном бульоне» в эстуариях древнего океана, ионный состав которого с тех пор существенно не изменился. Дискретность живых организмов обусловлена требованиями эволюции и естественного отбора. В водной среде обособленность образований, содержащих водорастворимые ингредиенты, обеспечивается гидрофобными оболочками — мембранами.
- Протоклетка должна обладать определенным запасом свободной энергии для создания систем реагирования и регуляции нарождающегося метаболизма. В морской воде естественными претендентами на роль регуляторов (специфических, осмотических, электрических) являются неорганические ионы.
- Классические схемы возникновения ионной несимметрии основаны на избирательной адсорбции некоторых ионов морской воды (например, K^+ или Ca^{2+}), их концентрировании ионообменниками — алюмосиликатами, кварцем или же коацерватами. Они неприемлемы, поскольку перераспределение ионов морской воды в данном случае завершается термодинамическим равновесием — нет запаса свободной энергии. «Предрасположенность» ряда адсорбентов к калию или кальцию существенна для процессов регуляции. «Игра природы на

поле катионов» связана с преимущественно полианионной природой биомакромолекул.

- Принципиальной характеристикой перераспределения неорганических ионов между первичными клетками и морской водой должно быть приблизительное *осмотическое равенство* при отсутствии термодинамического равновесия. Простейший вариант определен естественными причинами — *протоклетка* обогащается ионами, которых мало в морской воде, взамен тех, которых там много. Концентрации активных осмотических частиц внутри и снаружи примерно равны, но вместе с ионной асимметрией в системе появляется запас свободной энергии.
- В условиях неспецифического синтеза органических хиральных соединений образуется их рацемическая смесь, что заведомо не соответствует особенностям живых систем.

Должна ли была природа «ждать» биологической эволюции или могла «приступить» к фракционированию рацематов на предбиологической стадии?

Естественен вопрос: существует ли природная система, в которой возможно возникновение обособленных структур — везикул, образованных амфифильными поверхностно-активными веществами? При этом везикулы должны содержать электролит, инвертированный по ионному составу по отношению к морской воде, и смесь абиогенно возникших хиральных соединений с выраженным изменением соотношения исходных L- и D-компонентов в их смесях.

Когда же, где и в результате каких естественных процессов могла появиться жизнь на Земле? Рассказывают, что ученики А. И. Опарина — классика, основателя коацерватной гипотезы происхождения жизни — на семинарах, кивая в сторону своего немолодого уже учителя, утверждали, что «по свидетельству очевидцев, жизнь на Земле зародилась в эстуариях Мирового океана». Действительно, имеется много подтверждений этой точки зрения, и мы ее придерживаемся. Основываясь на материалах предыдущих разделов, мы можем предполагать, что в развитии древней Земли имела место бифуркация, в результате которой появились две неравновесные асимметрии, фундаментальные для живых систем. Обе асимметрии могли возникнуть и, вероятно, возникли в одно и то же время и в одном и том же месте в ходе общих процессов.

В. А. Твердисловым и Л. В. Яковенко предложена, разработана и экспериментально обоснована гипотеза, касающаяся происхождения жизни на Земле, согласно которой возникновение исходно термодинамически неравновесных дискретных предшественников живых клеток связано с неравновесной «холодной» поверхностной пленкой Мирового океана, где возникли ионная и хиральная асимметрии, свойственные живым клеткам [21]. Термодинамическое неравновесие между морской водой и атмосферой возникает

из-за охлаждения поверхностного слоя Мирового океана вследствие испарения воды. В градиенте температуры в поверхностном слое происходят термодиффузионные, конвекционные и электрохимические процессы, вызывающие перераспределение ионов и хиральных органических молекул между объемной фазой воды и холодной пленкой.

Прямые наблюдения показали, что холодная пленка на водной поверхности действительно существует. Она устойчива и при разрушении восстанавливается за доли секунды. Перепад температуры в ней на первый взгляд невелик — 0,5–1,0 К. Но если учесть, что этот перепад приходится на слой толщиной около 0,5 мм, то средний градиент температуры будет не менее $1000 \text{ К} \cdot \text{м}^{-1}$, а в самом верхнем слое он может быть значительно выше.

В тонком поверхностном слое концентрация солей выше, чем в воде на глубине, поскольку соли не испаряются вместе с водой. Разные ионы имеют разные коэффициенты диффузии, поэтому в неравновесном поверхностном слое океана соотношение их концентраций может отличаться от соотношения концентраций на глубине.

Неравномерность распределения ионов между поверхностным и глубинным (более 0,5 м) слоями характеризуют коэффициентом фракционирования:

$$\alpha_f = \frac{[K_s] \cdot [Na_b]}{[Na_s] \cdot [K_b]}, \quad (4.16)$$

где $[K]_s$, $[Na]_s$ — молярные концентрации ионов калия и натрия в поверхностном слое морской воды, $[K]_b$, $[Na]_b$ — молярные концентрации ионов калия и натрия в объемной фазе морской воды. Такой же коэффициент фракционирования можно использовать для описания асимметрии распределения ионов между клеткой и окружающей средой, но тогда индексы s и b будут относиться к внутри- и внеклеточной средам соответственно. Для большинства клеток коэффициент разделения ионов калия и натрия равен 50–100.

Авторы исследовали состав поверхностной пленки в Белом, Черном, Каспийском и Японском морях. По понятным причинам, там, где влажность близка к абсолютной и испарение минимально (это Белое море, университетская биостанция на Полярном круге), холодная пленка практически отсутствует и фракционирование ионов незначительно. Противоположная ситуация отмечена на Каспийском море: температура высока, воздух сух, испарение воды значительно, холодная пленка контрастна, фракционирование максимально.

В результате тепломассообмена между морской водой и атмосферой поверхностная пленка обогащается ионами калия и кальция, а также одним из энантиомеров рацемической смеси аминокислот. В случае, когда поверхность морской воды покрыта монослоем липидов, асимметричное и неравновесное распределение катионов между первичной клеткой и во-

дой, а также хиральная асимметрия аминокислот и углеводов, характерные для биологических систем, фиксируются при спонтанном замыкании липидных пузырьков-везикул в ходе образования аэрозолей при разрыве воздушных пузырей у поверхности воды.

Инвертированность ионного состава холодной пленки наиболее ярко проявляется при образовании «пленочных» микробрызг, возникающих при разрыве пузырей воздуха, поднимающихся на поверхность моря (рис. 4.4). Размеры этих капель — от 1 до 10 мкм — вполне соответствуют «требующимся» размерам предшественников клетки. Более тяжелые «реактивные» капли, как правило, падают обратно. С участием микробрызг формируются облака.

Около 50 лет назад Р. Дж. Голдэйкр обратил внимание на то, что частицы морских аэрозолей, образующихся при разрушении волн, лопании воздушных пузырьков у поверхности воды и т. п., имеют размеры клеток, и предположил, что они могли играть какую-то роль в процессах предбиологической эволюции. Однако имевшихся тогда данных было недостаточно, чтобы это предположение обосновать [22].

Эксперименты показали, что солевой состав пленочных капель соответствует солевому составу тонкого поверхностного слоя океана в том месте, где они образовались. Это означает, что аэрозоль содержит относительно больше ионов калия, чем морская вода, и меньше натрия (облака с наибольшим содержанием калия формируются над Красным морем). Подхваченные воздушными потоками пленочные капли могут находиться в атмосфере до трех лет и за это время побывать в разных климатических зонах — от полярных до экваториальных.

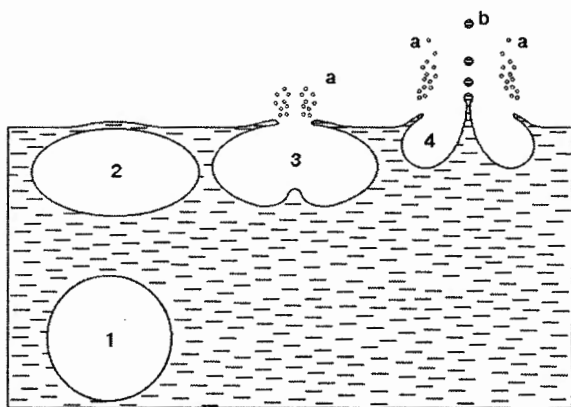


Рис. 4.4. Механизм образования аэрозоля при барботировании поверхности раствора. Последовательные стадии разрушения пузырька на поверхности отмечены цифрами от 1 до 4; а — пленочные капли с инвертированным ионным составом морской воды, b — реактивные капли

Амфифильные соединения, к которым относятся и фосфолипиды, обладают поверхностной активностью, т. е. концентрируются на границе раздела океан — атмосфера. Это приводит к тому, что и поверхность аэрозольных капель оказывается покрытой монослоем амфифила. По мере испарения воды монослой конденсируется, становится плотным и затрудняет дальнейшее усыхание капли. Длительное путешествие аэрозольной капли в верхних слоях атмосферы создает благоприятные условия для синтеза некоторых органических соединений, в частности жирных кислот. При падении аэрозольной частицы обратно на поверхность воды она формирует второй слой молекул амфифила, например фосфолипида, и оказывается покрытой уже бислошной мембраной. Поскольку молекулы второго слоя обращены наружу своими полярными участками, такая везикула легко погружается в воду. Отдельные стадии описанного процесса показаны на рис. 4.5.

Таким образом, существует естественный процесс, который приводит к формированию относительно стабильных везикул, покрытых бислошной (липидной) мембраной, имеющих клеточные размеры и солевой состав, инвертированный по одновалентным катионам по отношению к морской воде. Одно это выдвигает такие везикулы в число кандидатов на роль предшественников клеток.

Оказалось, что неравновесный поверхностный слой водного раствора обладает еще одним замечательным свойством: аэрозольные капли, полученные из растворов рацемических смесей аминокислот, обогащены L-энанти-

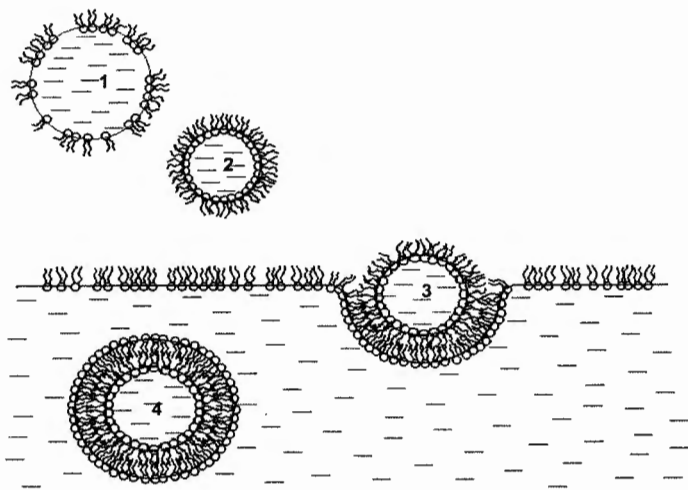


Рис. 4.5. Стадии образования бислошной липидной везикулы при падении капли аэрозоля на поверхность океана: 1 — капля аэрозоля, покрытая разреженным монослоем амфифила; 2 — конденсация монослоя амфифила при испарении капли; 3 — «одевание» капли вторым монослоем при падении на поверхность океана; 4 — сформировавшаяся везикула

омером соответствующей аминокислоты по сравнению с ее D-энантиомером. Преобладание одного из энантиомеров в смеси характеризуют коэффициентом хиральной асимметрии (поляризации):

$$\eta = \frac{[L] - [D]}{[L] + [D]}, \quad (4.17)$$

где в квадратных скобках — концентрации соответствующих энантиомеров. В экспериментах с растворами валина, лейцина и глутамина были получены значения η в диапазоне от 0 до 0,05, причем фракционирование энантиомеров зависело от степени неравновесности поверхностного слоя и исчезало в равновесных условиях.

Эти данные были получены с помощью ЯМР. В последнее время был разработан новый метод определения фракционирования энантиомеров хиральных соединений, основанный на особенностях отражения мощного лазерного излучения (так называемая генерация второй оптической гармоники) от поверхности раствора. Эксперименты с использованием этого метода также подтверждают наличие фракционирования энантиомеров аминокислот и сахаров на неравновесной границе раздела раствор — воздух [23].

Что касается механизмов фракционирования энантиомеров аминокислот, то самые общие соображения о разделении хиральных молекул в комбинированных гравитационных, магнитных, электрических полях в сочетании с конвекцией приведены в работах В. А. Аветисова, В. И. Гольданского и В. В. Кузьмина [24, 25]. В них авторы придерживаются точки зрения, согласно которой дискриминация энантиомеров в рацемате аминокислот связана с неодинаковой кинетикой образования гомохиральных и гетерохиральных полипептидных цепей, а инициация «преимущества» для одного из энантиомеров вызвана какой-либо флуктуацией.

Для разделения смеси энантиомеров достаточно воздействия некоторых физических факторов, например циркулярно поляризованного света, или комбинации конвекции с постоянным магнитным полем плюс постоянное электрическое или гравитационное поле. Возможны комбинации постоянного магнитного поля и линейно поляризованного света и т. п. Поскольку наши эксперименты проводились в темноте, действие света можно не учитывать. Однако постоянное электрическое поле на границе раздела фаз всегда существует, как и постоянное магнитное поле. При испарении воды возникают конвекционные потоки — «вращение». Таким образом, необходимый набор дифференцирующих хиральные молекулы факторов на границе океан — атмосфера имеется.

Фактором отбора энантиомеров в поверхностном слое может быть влияние собственного электрического поля тонкого поверхностного слоя в совокупности с геомагнитным полем Земли и термоконвекцией на формирование ассоциатов молекул аминокислот. Обнаруженное фракционирование энантиомеров невелико, но его вполне достаточно для реализации

стартового эволюционного преимущества гомохиральности определенного типа при образовании полипептидов и полинуклеотидов.

Напомним, что в эксперименте, в равновесных условиях, когда не происходит испарения воды, холодная пленка не формируется и фракционирования ионов и энантиомеров не происходит.

Таким образом, установлено, что, когда на поверхности раствора находится разреженный монослой фосфолипидов, при разрыве на ней пузырьков воздуха образуются липидные везикулы, захватывающие раствор из поверхностного слоя, обогащенный ионами калия и кальция и L-аминокислотами (рис. 4.5). Подобные образования могут рассматриваться как прототипы клеток, способные служить объектами отбора в процессе биологической эволюции. Эта идея неоднократно обсуждалась в литературе, однако вне связи с ионной и хиральной асимметрией.

Обнаруженное фракционирование энантиомеров невелико, но его вполне достаточно для реализации эволюционного преимущества гомохиральности определенного типа при образовании полипептидов и полинуклеотидов. Фактором отбора энантиомеров в поверхностном слое может быть влияние собственного электрического поля тонкого поверхностного слоя в совокупности с геомагнитным полем Земли на формирование ассоциатов молекул аминокислот. В условиях термодинамического равновесия между водной и воздушной фазами ионного и хирального фракционирования не происходит.

Таким образом, следует считать установленным, что в неравновесном поверхностном водном слое происходит перераспределение ионов и L-/D-энантиомеров аминокислот и углеводов. Более того, ионы калия усиливают концентрирование L-энантиомеров аминокислот в поверхностном микрослое воды. Иными словами, процессы возникновения ионной и хиральной асимметрий являются сопряженными.

В своей работе мы проводим обоснование гипотезы, что зоной, где происходит концентрирование, фракционирование и трансформирование «добиологических» органических веществ и где в протоклетках могут формироваться устойчивые циклы репликации и биосинтеза, служит тонкий поверхностный слой Мирового океана — холодная пленка. Для нас важно не только то, что микрослой является существенно неравновесной и нелинейной термоэлектродиффузионной системой, но и то, что в нем возникают сложные конвективные явления. В рамках развиваемого подхода нам представляется необходимым перейти от рассмотрения традиционных распределенных активных сред в границах терминов «реакция — диффузия» к более сложной и «богатой» для рассмотрения водно-макромолекулярных системе — «реакция — диффузия — механохимия».

Механохимия изучает химические превращения веществ при механических воздействиях, при деформировании, трении, ударном сжатии. Дело в том, что энергия механических воздействий на полимеры может локализоваться и, в принципе, оказывается достаточной для разрыва химических

достигать очень больших значений (400 кДж/моль и более), достаточных для протекания химических реакций, не идущих самопроизвольно. О величине энергии, связанной с деформациями, можно судить, например, по тому, что при разламывании куска сахара наблюдается синее свечение.

Из-за наличия градиентов скорости в гидродинамических потоках в примесных частицах могут возникать механические напряжения, которые не распределяются равномерно по объему частицы (молекулы), а концентрируются на «неоднородностях» структуры, молекулярной или надмолекулярной, в связи с чем одни и те же реакции могут протекать по-разному в различных частях потока. Нам представляется вполне реальным участие динамических конвективных структур поверхностного микрослоя в механохимических превращениях репликативных комплексов в процессах первичной подгонки и отбора. В работе [26] получены фотографии гидродинамических микроструктур, возникающих на поверхности испаряющейся воды. Форма поверхностных термоструктур зависит от целого ряда факторов: температуры жидкости и окружающей среды, влажности, толщины слоя жидкости, формы и размеров сосуда, вязкости и поверхностного натяжения, исходной температуры возникшей термоструктуры (рис. 4.6). Выше мы говорили о классической работе Бенара, наблюдавшего ячейки,

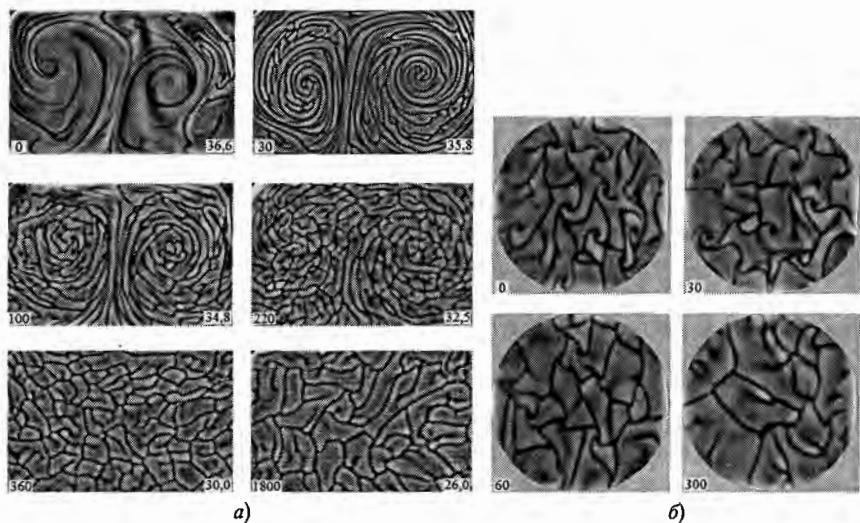


Рис. 4.6. Последовательность термограмм, наблюдаемых в ИК-диапазоне 8–12 мкм конвективных структур в процессе остывания воды / испарения воды с поверхности в а) — прямоугольном резервуаре размером 35 × 24 × 2 см и в б) — круглом резервуаре диаметром 17 см. В левом нижнем углу каждого кадра указано время в секундах. Температура воды 26–36 °С, температура в комнате 21,5 °С [26]

связей в макромолекулах. Даже в мягких условиях развиваемые напряжения значительно превосходят прочность связи С—С (энергия этой связи равна примерно $5 \cdot 10^{-19}$ Дж). Разрыв макромолекул в поле механических сил — механодеструкция — сопровождается возникновением свободных радикалов, способных активизировать и инициировать в определённых условиях химические процессы. Уменьшение энергии химических связей в макромолекулярных цепях в результате увеличения межатомных расстояний под действием механических напряжений может также активировать процессы окисления, термической, химической и других видов их деструкции. Механодеструкция сопровождается значительным изменением всего комплекса физико-химических свойств полимера — уменьшением молекулярной массы, появлением новых функциональных групп, изменением растворимости, возникновением системы пространственных связей и т. д. Деформация макромолекул приводит не только к изменению их формы, но и к накоплению в них дефектов, изменяющих физико-химические свойства, в том числе реакционную способность. Наряду с этим механическое воздействие на системы из нескольких полимеров или полимера и мономеров позволяет осуществить синтез новых полимеров в результате взаимодействия макрорадикалов различного строения друг с другом или с мономерами.

Ничуть не менее значимой для механохимии биомолекул представляется область более слабых механических воздействий, соизмеримых с энергиями нековалентных межмолекулярных взаимодействий, — ван-дер-ваальсовых взаимодействий, водородных связей, благодаря которым молекулы биополимеров могут принимать определенную пространственную структуру — третичную и четвертичную. Действительно, общим свойством функционально активных нуклеиновых кислот и белков является способность к высокоспецифическому комплементарному взаимодействию с определенными партнерами, что приводит к образованию комплексов, достаточно прочных структур, связанных между собой нековалентными связями. Пространственное узнавание основано на существовании у биополимера при определенной третичной структуре области, у которой сразу по нескольким точкам может произойти взаимодействие с партнером. Последний, естественно, также должен иметь взаимноориентированные точки, предназначенные для узнавания. В комплементарных взаимодействиях участвуют электрические заряды, доноры и акцепторы неподеленной пары электронов, способные образовать водородную связь, или две неполярные области, способные к гидрофобным взаимодействиям.

Избыточная поверхностная энергия при уменьшении размеров частицы сначала увеличивается, а затем падает, в связи с чем и реакционная способность частиц может зависеть от их размеров. Этот эффект хорошо известен как механоактивация и используется в технике и промышленности для получения прочных строительных материалов (например, силикальцита) за счет измельчения составляющих его компонентов. При механических деформациях концентрация энергии на дефектах структуры кристаллов может

которые возникали в подогреваемом снизу жидком жире кашалота. Схожие терmostруктуры формируются в поверхностных слоях воды при испарении воды с поверхностного микрослоя. Механизм их формирования связан с конвекцией Рэлея—Бенара в тонком поверхностном слое жидкости, где как раз и формируется холодная пленка.

В этом отношении нам показалась чрезвычайно интересной опубликованная в 2010 г. в журнале *Science* работа группы британских и голландских химиков, исследовавших влияние гидродинамических режимов (механохимических воздействий) на объединение трех модельных соединений в кольцевые структуры, состоящие из 3–7 мономеров, объединявшихся, в свою очередь, в «стопки» [27]. Вещества, использовавшиеся в экспериментах, состояли из мономеров, представлявших собой бензольное кольцо, к которому присоединены две тиоловые группы ($-SH$) и полипептидный радикал. Мономеры в присутствии кислорода самопроизвольно объединялись в кольцевые структуры. Радикалами служили короткие полипептидные цепочки из чередующихся гидрофобных остатков лейцина и гидрофильных остатков лизина, способных образовывать складчатые бета-структуры, объединяющие в результате комплементарной самосборки циклические супрамолекулы в стопки гомологов. Бензольные кольца соседних циклических молекул стягивались с помощью гидрофобных взаимодействий.

Авторам удалось установить, что длина стопок олигомеров (тримеров бензольных колец, тетрамеров, гептамеров и гексамеров) зависит от способа перемешивания растворов (с помощью магнитной мешалки или встряхивателя — шейкера). Было установлено, что гексамеры и гептамеры существуют в растворе в виде длинных нитей (фибрилл), каждая из которых представляет собой «стопку» склеенных кольцевых молекул (благодаря способности пептидов образовывать бета-листы) и достигает в длину 1–2 мкм. Ширина фибриллы составляет от 4,7 до 4,9 нм, что соответствует диаметру гекса- и гептамеров с торчащими наружу пептидными радикалами.

Оба конца фибриллы служат «точками роста», к которым «приклеиваются» новые кольцевые молекулы, и это приклеивание избирательно: к гексамерам прилипают гексамеры, к гептамерам — гептамеры. Приклеившиеся к фибрилле молекулы выпадают из последующих превращений. Таким образом, гептамеры и гексамеры стимулируют образование собственных копий и при этом конкурируют за ресурс — моно-, три- и тетрамеров, служащих исходным субстратом для синтеза новых гекса- и гептамеров. В конце концов было установлено, что разные способы механического воздействия по-разному влияют на фибриллы, состоящие из 6- и 7-членных молекул. При встряхивании гексамерные фибриллы рвутся чаще. Гексамеры размножаются быстрее и побеждают 7-членных конкурентов в борьбе за субстрат. Однако при перемешивании магнитной мешалкой, в более мягких условиях, гептамерные фибриллы растут быстрее гексамерных, и в конкуренции преимущество имеют 7-членные молекулы.

Исследователи «сконструировали» относительно простую автокаталитическую систему, в которой исход конкуренции между двумя репликаторами зависел от характера механического (гидродинамического) воздействия на реакционную смесь: если ее встряхивали с помощью шейкера, то «побеждал» один репликатор, если помешивали с помощью магнитной мешалки — другой. Если смесь оставляли в покое, то ни один из репликаторов не мог успешно размножаться — *дискриминация* реализовывалась лишь в термодинамически открытой механохимической системе.

По нашему мнению, установлен принципиальный факт: в репликации полимерных молекул и в их комплементарной самосборке могут быть существенны не только химические, но и механохимические факторы, способные определить направленность отбора на этапе предбиологической эволюции. В этом отношении поверхностный микрослой, с которым мы связываем возникновение предшественников живых клеток, мог служить также механохимическим реактором для начальной эволюции системы конвариантной редупликации.

Можно предполагать, что протоклетки впоследствии могли вступить в симбиотические отношения с колониями самореплицирующихся молекул РНК, которые включали и рибозимы, катализирующие синтез липидов. Эта гипотеза была подтверждена в ходе дальнейших исследований. Оказалось, что комплексы из разных молекул РНК и ионов Са способны не только прикрепляться к мембранам, но и регулировать их проницаемость. У всех живых организмов до сих пор в синтезе липидов важнейшую роль играет *кофермент А* — рибонуклеотид с прикрепленным к нему пептидоподобным «хвостом».

В дальнейшем в процессе эволюции РНК-организмы приобрели два важных усовершенствования. Первое из них — симбиоз РНК и пептидов, который, вероятно, появился задолго до формирования современной клетки и генетического кода. РНК-организмы стали катализировать синтез аминокислотных полимеров (сначала коротких пептидов, а затем и длинных белков), которые гораздо эффективнее справлялись с большинством биологических активных «работ», чем рибозимы. Подтверждением реальности существования этого этапа стало открытие комплексов из небольших молекул РНК и пептидов, выполняющих множество регуляторных функций, а также структуры кофермента А. Вероятнее всего, сначала РНК-катализ белкового синтеза не был строго специфичным, а в дальнейшем естественный отбор способствовал выработке все более специфичных катализаторов, что повысило стабильность живых систем. В результате сформировалась универсальная система специфичного синтеза пептидов — *генетический код* и комплекс рибозимов, необходимых для его прочтения.

Если РНК стали первыми молекулярными машинами, использовавшимися в ранних живых клетках, то рибозимы, существующие и сегодня (например, аппарат рибосомы), могут считаться прообразами живых су-

ществ, состоящих из нуклеиновых кислот [28]. Одни рибозимы были обнаружены у вириодов (вириоды — инфекционные агенты, представляющие собой низкомолекулярную одноцепочечную кольцевую РНК, не кодирующую собственные белки; вызывают болезни растений) и вирусоидов растений (вирусоиды — кольцевые сателлитные РНК, которые часто сопровождают РНК-содержащие вирусы, полностью зависят в своей репликации от вируса-помощника и реплицируются основным вирусом по типу катящегося кольца). Другие рибозимы отмечены у сателлитных РНК вирусов гепатита дельта (ВГД), трети (*Varcud satellite* — VS) — у сателлитных РНК Варкуда, четвертые (VS) — у природных изолятов *Neurospora*.

Известны два типа РНК-полимераз — одного из главных ферментов всех живых организмов, который осуществляет транскрипцию генетической информации:

1. ДНК-зависимые: синтезируют молекулы РНК на матрице ДНК и присутствуют у всех живых существ, от бактерий до человека включительно. Получившиеся молекулы РНК либо используются как матрицы для синтеза белков (информационные, или матричные, РНК), либо сами выполняют рабочие функции в клетке (структурные, или функциональные, РНК).
2. РНК-зависимые: синтезируют РНК на матрице РНК и имеются у РНК-содержащих вирусов, а также у некоторых высших организмов: растений, грибов, простейших, круглых червей. Вирусы используют эти ферменты для копирования своего наследственного материала, а высшие организмы размножают молекулы РНК, участвующие в системе РНК-интерференции (процессе подавления экспрессии гена на стадии транскрипции, трансляции, деаденилирования или деградации мРНК при помощи малых молекул РНК).

Британские и финские биологи при помощи сложнейших кристаллографических методов изучили трехмерную структуру РНК-зависимой РНК-полимеразы гриба *Neurospora crassa* и сравнили ее со структурой ДНК-зависимой РНК-полимеразы. Оказалось, что структуры этих ферментов удивительным образом похожи, что свидетельствует об общем происхождении этих белков [29]. Вирусные РНК-зависимые полимеразы устроены совершенно по-другому, и их происхождение, вероятно, не связано с РНК-полимеразами высших организмов. Невирусная РНК-зависимая РНК-полимераза сохранилась у более высокоорганизованных эукариотов, а не у самых примитивных живых существ, таких как бактерии и археи. При этом фермент сменил функцию: если в «РНК-мире» (как и у современных РНК-содержащих вирусов) он отвечал за копирование наследственной информации, то у современных эукариот он сохранился как часть системы РНК-интерференции, которая служит для регуляции работы генов и защиты от вирусов.

Таким образом, первая РНК-полимераза, скорее всего, появилась еще во времена «РНК-мира». И одним из первых белков, приобретенных РНК-организмами, должна была стать РНК-зависимая РНК-полимераза — фермент, обеспечивающий эффективное размножение этих организмов без участия ДНК. Активный центр этого древнейшего фермента содержал особую структуру — *double-psi β -barrel (DPBB)*. В дальнейшем в результате дубликации у фермента образовалось две *DPBB*-структуры, которые сначала были одинаковыми, а затем функционально специализировались. Дубликация генов и их фрагментов как мощный инструмент эволюции открыла дорогу для изменений дублицированных фрагментов и приобретения ими новых функций. На этом этапе произошло разделение: одни РНК-полимеразы остались РНК-зависимыми, а другие, благодаря изменениям, произошедшим в одной из двух *DPBB*-структур, стали ДНК-зависимыми. Это, очевидно, было связано с превращением РНК-организмов в более стабильные ДНК-организмы [29].

Французские исследователи по реконструированным геномным последовательностям оценили оптимальную температуру для роста гипотетических предков бактерий, архей и эукариот [30]. Адаптация к гипертермофильности у бактерий и архей была достигнута независимо, вероятно, вследствие замены РНК-наследования ДНК-наследованием. И этот последний общий предок бактерий, архей и эукариот — Лука (LUCA, от англ. *last universal common ancestor*), о котором мы уже говорили, дал две ветви потомков — бактерий и архей + эукариот. От последней ветви, посредством симбиоза, около 2,4 млрд лет назад отделилась линия ядерных организмов.

Американские ученые попытались выяснить, какая температура оптимальна для работы ферментов, участвующих в последовательном присоединении аминокислот на матричную РНК во время синтеза белков у предковых бактерий [31]. Древние белки имели довольно высокую температуру плавления, которая для данного класса белков хорошо согласуется с оптимальной температурой роста бактерий. Исследование синтезированных белков показало, что температура, при которой обитали древние бактерии, составляла около 60 °С. Этот исторический период, по-видимому, был 3,5 млрд лет назад, и температура постепенно снижалась в течение последующих 3 млрд лет. Полученная температурная тенденция совпала с расчетами, которые дают реконструкции температур по изотопам кислорода и кремния.

Одна из загадок «РНК-мира» состоит в том, как молекулы РНК могли воспроизводиться при низких температурах. Оказалось, что это было возможно благодаря существованию класса ферментов-рибозимов, способность которых к низкотемпературному катализу позволяла обеспечивать сборку новых молекул РНК на самых ранних этапах возникновения жизни. Рибозимы нельзя полностью относить к ферментам: по своей хи-

мической природе это не белки, а те же молекулы РНК, только выполняющие специальные функции. Они служат катализаторами при расщеплении и сшивании других молекул РНК, и максимум их активности приходится на низкие температуры, т. е. они обеспечивают низкотемпературный катализ. Поэтому считается, что именно *низкотемпературный РНК-катализ* был катализатором эволюции на начальном этапе возникновения жизни.

Время бифуркации эволюционных ветвей бактерий определяло их термостойкость: примерно от 62–70 °С в раннеархейские времена (3,5 млрд лет назад) до 35–37 °С в докембрийскую эпоху (550 млн лет назад). Иными словами, чем раньше жил общий предок бактерий, тем более термостойким был предковый белок-удлинитель, а бактерии, которые разошлись позднее, имели общего предка, у которых белки были приспособлены к относительно низким температурам. Это означает, что во времена зарождения жизни бактерии жили в условиях, примерно соответствующих жизни в современных горячих источниках (если к этой температуре прибавить ультрафиолетовое излучение и убрать кислород).

Следует отметить, что наряду с этой точкой зрения существует мнение о мезофильности Луки (оптимальная температура роста мезофиллов < 50 °С), основанная на том, что рРНК Луки содержал небольшую долю Г–Ц-нуклеотидов. Французским ученым удалось найти пути к разрешению противоречия между этими двумя точками зрения [30]. Согласно проведенным исследованиям, рРНК Луки была лучше приспособлена к более высоким температурам (60 °С), чем его белковая составляющая (около 20 °С). Но в его аминокислотной композиции доля термоустойчивых аминокислот (изолейцина, валина, тирозина, глутаминовой кислоты, триптофана) была еще невысокой. Получилось, что Лука не был гипертермофилом или термофилом, а предки бактерий, так же как и предки архей и общий предок архей и эукариот, были термофилами или гипертермофилами. Кроме того, в пределах бактериальной ветви термостабильность постепенно снижалась.

Возможными механизмами параллельного снижения термостабильности в двух линиях — бактериальной и архейно-эукариотной — являются следующие:

- Адаптивный ответ организмов на изменение окружающей среды.
- Лука мог быть обладателем РНК-наследственного аппарата. Местом его обитания были особые биотопы с пониженной температурой (например, приполярные области). Затем две группы его потомков независимо (вероятно, посредством горизонтального переноса от вирусоподобных организмов) приобрели ДНК — структуры, более устойчивые к высоким температурам, чем РНК, что позволило бактериям и археям расширить среду обитания по всей Земле.

В настоящее время все живые организмы для синтеза белков «пользуются» рибосомами, основу которых составляют молекулы РНК. Кроме

того, в состав рибосом входят очень древние, крайне консервативные белки. В геномах древнейших живых организмов (бактерий и архей) гены рибосомных белков обычно располагаются вместе и почти в одинаковом порядке, образуя «рибосомный супероперон» (механизм этой сцепленности пока до конца не выяснен), в отличие от других «свободных» бактериальных генов. Имеются сведения, что рибосомные РНК могут синтезировать белок и самостоятельно, хотя гораздо медленнее.

Помимо рибосом, для синтеза белка необходимы молекулы-посредники, которые считывают информацию, записанную в информационной молекуле РНК, и в соответствии с этими инструкциями присоединяют к синтезируемой молекуле белка нужные аминокислоты. Такими посредниками являются транспортные РНК (тРНК), т. е. молекула РНК по-прежнему продолжает выполнять синтез белков почти самостоятельно.

Второе усовершенствование РНК-организмов произошло посредством приобретения ДНК. Молекулы ДНК более устойчивы, чем РНК, и потому являются более надежными хранителями наследственной информации. Изначально ДНК, вероятно, была чем-то вроде покоящейся фазы в жизненном цикле самовоспроизводящихся колоний РНК, и лишь много позднее она стала основным носителем наследственной информации.

О значении взаимодействия РНК и ДНК можно судить по роли, которую играют в эволюции животных транспозоны. (Транспозон — последовательность ДНК, способная перемещаться внутри генома в результате процесса, называемого транспозицией. Ретротранспозоны перемещаются по геному путём обратной транскрипции с их РНК, а ДНК-транспозоны — путём прямого вырезания и вставки с использованием кодируемого им фермента транспозазы.) Например, около 42 % генома человека состоит из ретротранспозонов, и около 2–3 % — из ДНК-транспозонов.

Недавно открытая молекулярная система, контролирующая активность мобильных генетических элементов (МГЭ), включающих 2 класса транспозонов, выполняет в организмах животных еще одну важную функцию — на ранних этапах развития эмбриона руководит уничтожением матричных РНК, полученных от матери [32]. Эта система состоит из нескольких белков и особых маленьких молекул РНК (пиРНК), и ее отключение ведет к грубым нарушениям развития эмбриона.

Ретро- и ДНК-транспозоны, по всей вероятности, играют важную роль в эволюции: организмы с их помощью осуществляют обратную связь в геноме, активно регулируя собственную эволюцию.

РНК «участвовала» и в формировании климата на Земле. Известно, что Жизнь основана на способности автотрофов (растений и многих микроорганизмов) связывать неорганический углерод, содержащийся в окружающей среде в виде CO_2 . Археи в большинстве относятся к автотрофам, но механизм фиксации ими углерода в настоящее время изучен недостаточно.

4.4. Клеточные этапы биологической эволюции

Систематика как наука о видовом разнообразии организмов занимается не только систематизированием накопленного, но и отражает уровень развития биологии, цитологии, биохимии, молекулярной биологии. Вместе с тем именно современная генетика, основываясь на анализе геномов, позволила систематике отойти от традиционного выявления родственных связей при сравнении морфологических признаков организмов.

Современная классификация земных организмов отошла от привычного и очевидного их разделения на животных и растения, которым пользовалось человечество со времен **Аристотеля**. Тонкие биохимические и генетические различия оказались существеннее, чем внешние морфологические признаки. К примеру, генетически идентифицированные бактерии и археи в микроскоп практически невозможно различить. Систематика водорослей на сегодняшний день также подверглась радикальной перестройке. До середины прошлого века водоросли считались низшими растениями, как это было и при К. Линнее. На самом деле водоросли не представляют собой таксономическую категорию — это разнородная группа организмов, которые находятся на сегодняшний день в четырех из пяти империй эукариот. С развитием современных биохимических, генетических и микроскопических методов ранее установленные родственные связи в некоторых группах пересматриваются, и классификация протист (простейшие — гетерогенная группа эукариотов, которых ранее относили к царству животных, а в 1977 г. выделили в отдельное царство) претерпевает наибольшие изменения.

Классификация и систематизация организмов в биологии (*таксономия*) основана на иерархическом построении — от общего к частному. Таксономия отражает эволюционные связи, морфологические и генетические сходства и различия: царства, типы, классы, отряды, семейства, роды, виды. Выделяется 5 царств: прокариоты, протисты, грибы, растения и животные. Во всех случаях проявляются различия в строении и функциях клеток.

Исходно рациональную систематизацию ввел в XVIII в. К. Линней, предложивший порядок использования латинских родового и видового названий. В 1866 г. Э. Геккель предложил выделить новое царство — протист, куда были отнесены водоросли, простейшие и низшие грибы. Большинство — одноклеточные организмы, хотя среди водорослей есть и многоклеточные. Многие способны двигаться с помощью жгутиков, ресничек и ложноножек. Это царство было выделено для объединения промежуточных организмов, которые обладают некоторыми признаками растений или животных, но не имеют некоторых важных черт. Некоторые протисты обоснованно считаются предшественниками многоклеточных растений, животных и грибов.

Еще через полвека биологическая наука ввела в таксономию представления о двух типах клеток — прокариотных (безъядерных) и эукариотных (содержащих ядро). В 1938 г. было выделено еще одно царство, куда отнесли все прокариотные организмы, — бактерии. Сформировалось представление о трех эукариотных царствах: протисты, животные и растения. Однако царство протистов напоминало сборную команду, куда относили то, что полностью не соответствовало ни растениям, ни животным, поэтому туда же в дополнение к простейшим и водорослям отнесли грибы. Далее из царства протистов было выделено самостоятельное царство грибов, потому что отнесение их к низшим растениям было неоправданно — у грибов нет хлоропластов, отсутствует процесс фотосинтеза, у них хитиновые клеточные стенки. Как видно, эти организмы соединяют в себе признаки растительной и животной клетки, что и объясняло создание отдельного царства. Так, до середины 1970-х гг. просуществовала система четырех эукариотных царств и одного царства прокариотов, когда американский исследователь Карл Вёзе открыл архей (*Archaea*).

В настоящее время существует как минимум три основные гипотезы происхождения первых одноклеточных организмов, возникших параллельно от общего предка или последовательно:

- протобактерии — «прародители» архей и бактерий (Пайс);
- бактерии, освоившие экстремальные места обитания, дали остановившуюся, тупиковую ветвь эволюции — археи (Заварзин);
- археи — первые живые организмы, от которых произошли бактерии.

Архей, бактерий и эукариот объединяет общность корней — прародителем считается прогенет (первоклетка) — и сходное химическое строение всех доменов жизни (наличие липидной мембраны, нуклеиновых кислот, осуществляющих хранение, передачу и реализацию наследственной информации, и белков, ответственных за каталитическую, транспортную и другие функции). Тем не менее, эти организменные формы существенным образом отличны (рис. 4.7).

Археи — организмы, которые имеют прокариотическое строение клеток, но, как оказалось, они очень далеко отстоят от настоящих бактерий. Причем все предыдущие системы основывались на типических признаках — морфология, физиология, биохимия организма. Вёзе предложил использовать признаки, связанные с анализом последовательности нуклеотидов в ДНК в гене прокариотических клеток, который кодирует РНК, входящую в состав рибосом. Как мы говорили, рибосомы — это органеллы, которые есть во всех клетках, в них идет синтез белка. Когда выяснилось, что империя прокариот неоднородна, Вёзе была выделена и предложена система не пяти царств, а трех доменов. Домены — это на сегодняшний день самая верхняя иерархическая категория, соответствующая надцарствам: бактерии, археи и эукариотные организмы. А уже внутри этих доменов идет деление

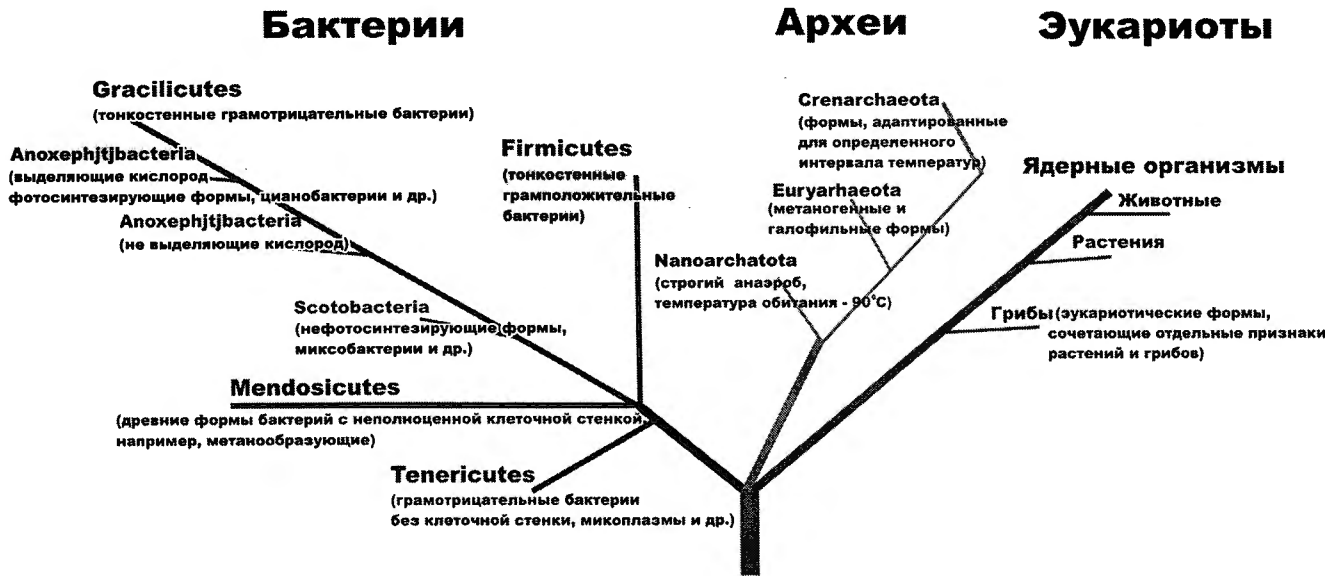


Рис. 4.7. Три ветви жизни

на империи, империи делятся на царства, царства на отделы и т. д. Археи имеют средний диаметр около 1 мкм. Отличия от бактерий и от эукариотов наблюдаются в компонентах синтеза белка, структуре клеточной стенки, биохимических процессах (только среди архей есть метаногены) и устойчивости к факторам среды обитания (большая часть архей — экстремофилы). Археи не способны производить сложные гидролитические ферменты, поэтому в большинстве могут усваивать лишь простейшие органические вещества (по типу питания большая часть архей — хемоавтотрофы).

Мембрану архей составляют не фосфолипиды жирных кислот, как у эукариот и бактерий, а многоатомные спирты с цепочками длиной 20–40 атомов углерода, и при наличии 40-углеродных спиртов мембрана представляет собой не липидный бислой, а монослой. А их клеточная стенка может быть построена как из белков, так и из гликопротеинов. Но в отличие от бактерий, у которых в состав клеточной стенки входит пептидогликан, у архей вместо него клеточную стенку может составлять полимер, сходный по химическому строению с пептидогликаном и не встречающийся в природе больше ни у кого, кроме архей.

Бактерии представлены группой прокариотных (безъядерных) микроорганизмов. Численность видов бактерий определяется миллионами, при этом они, в отличие от 2-х других типов организмов, рассредоточены повсеместно. До конца 70-х гг. XX в. термин «бактерии» был синонимом понятия «прокариоты», но в 1977 г. на основании данных молекулярной биологии прокариоты были разделены на царства архебактерий (архей) и зубактерий (бактерий).

Для эволюции бактерий характерен ярко выраженный физиолого-биохимический уклон — при относительной бедности жизненных форм и примитивном строении они сформировали практически все известные в настоящее время биохимические процессы. Прокариотная биосфера имела уже все существующие сейчас пути трансформации вещества, и на многих этапах циклов элементов бактерии по-прежнему сохраняют монопольное положение. Эукариоты изменили лишь количественные, но не качественные аспекты их функционирования. Несмотря на очень малые размеры (0,5–5 мкм), суммарная биомасса бактерий составляет 350–550 млрд т, в ней запасено 60–100 % от углерода всех растений, а запас азота и фосфора ввиду их большего относительного содержания в бактериях существенно превосходит запас этих элементов в фитомассе Земли. В то же время бактерии характеризуются коротким жизненным циклом и высокой скоростью обновления биомассы. Одними из древнейших бактерий являются цианобактерии, благодаря которым в атмосфере начал накапливаться кислород, достигший 2 млрд лет назад концентраций, достаточных для формирования жизни аэробов. Это изменило структурный состав бактерий — анаэробные формы либо вымирали, либо уходили в локальные бескислородные зоны, что значительно сократило их количество и видовое разнообра-

зие. Скорости пространственного распространения бактерий многократно превосходят скорости расселения архей и эукариотов.

При линейном увеличении радиуса клетки её поверхность возрастает пропорционально квадрату радиуса, а объём — пропорционально кубу, поэтому у мелких организмов отношение поверхности к объёму выше, чем у более крупных. В результате мелкие организмы отличаются более активным обменом веществ с окружающей средой, и их метаболическая активность на единицу биомассы может быть выше, чем у крупных организмов. Поэтому небольшие даже для микроорганизмов размеры дают бактериям и археям преимущества в скорости роста и размножения по сравнению с более сложно организованными эукариотами.

Вирусы — простейшая форма жизни на нашей планете, представляющая собой молекулы либо ДНК, либо РНК, заключённые в защитную белковую оболочку и способные инфицировать живые организмы (капсида), что отличает вирусы от других инфекционных агентов. Вирусы являются облигатными паразитами, т. е. они не способны размножаться вне клетки. Вирусы активно участвуют в горизонтальном дрейфе и генетически связаны с представителями флоры и фауны Земли.

В настоящее время существует несколько гипотез, объясняющих происхождение вирусов. Считается, что крупные ДНК-содержащие вирусы происходят от более сложных внутриклеточных паразитов, утративших значительную часть своего генома. Так, некоторые ДНК-содержащие вирусы (вирус оспы и др.) кодируют функционально избыточные ферменты, вероятно, оставшиеся им в наследство от более сложных форм существования. Но некоторые вирусные белки не обнаруживают никакой гомологии с белками бактерий, архей и эукариот, что свидетельствует о сравнительно давнем обособлении этой группы. ДНК-содержащие бактериофаги и некоторые ДНК-содержащие вирусы эукариот, возможно, происходят от МГЭ — участков ДНК, способных к самостоятельной репликации в клетке. Происхождение некоторых РНК-содержащих вирусов связывают с виридами — высокоструктурированными кольцевыми фрагментами РНК, реплицируемые клеточной РНК-полимеразой.

Повсеместная распространённость вирусов в значительной степени связана с биогеографией организмов-хозяев, что объясняется их облигатной функцией. Вирусы являются одной из самых распространённых океанических форм существования (воды Мирового океана содержат около 250 млн частиц на миллилитр воды [33], а их общая численность в океане — около 4×10^{30} [34]), и их распространение зависит от морских течений [35]. Так, самое разнообразное вирусное сообщество (129 тыс. различающихся вирусных генотипов) было обнаружено не в самом близком к экватору районе — Мексиканском заливе (где, по определению, наблюдается максимальное биоразнообразие), а у побережья Британской Колумбии. Это объясняется тем, что здесь имеется восходящее морское течение, поднимаю-

щее на поверхность биогенные элементы из глубин океана. А наименее разнообразный комплекс вирусов (532 генотипа) характерен для Северного Ледовитого океана. Особенно велико значение вирусов на больших (более 1000 м) глубинах, где почти вся смертность бактерий определяется вирусными инфекциями, где, разрушая бактериальные клетки, вирусы активно участвуют в круговороте веществ. Заражение бактериофагами клеток прокариот (зубактерий и архебактерий) часто приводит к их разрушению (лизису) и высвобождению в среду растворенного и взвешенного органического вещества, которое снова может потребляться бактериями.

Эукариоты относятся к надцарству ядерных организмов. Как мы уже говорили, важную роль в эволюции эукариот сыграл симбиогенез. К эукариотам относятся животные, растения, грибы и протисты (гетерогенная группа эукариотов, объединенных отсутствием сложной структуры — одноклеточные, колониальные или многоклеточные, не имеющие высокоорганизованных тканей).

Появление эукариотов связано с началом эпохи самых крупных за всю историю Земли геологических преобразований 2,7–2,5 млрд лет назад (на рубеже архея и протерозоя). В это время произошло формирование железного ядра Земли, что привело к скачкообразным качественным изменениям в геосфере, включая резкое повышение рН морской воды [36]. Формирование земного ядра могло явиться важнейшим фактором в развитии клеточного ядра и селективного преимущества первых эукариот, как организмов с более совершенными и универсальными адаптивными механизмами. По своей экологической толерантности одноклеточные эукариоты незначительно уступают прокариотам. В частности, они могут успешно размножаться и давать большую биомассу в условиях, как полагают, близких к таковым в архейском океане (в агрессивных средах с высоким содержанием солей тяжелых металлов и значениях рН до 0,5), причем подчас в таких агрессивных средах биомасса и разнообразие одноклеточных эукариот значительно выше, чем прокариот [37, 38]. Вероятно, единственным экологическим ограничением для эукариот могла быть невозможность занимать ниши гипертермофилов из-за неустойчивости молекулы информационной РНК при высоких температурах. Если у гипертермофильных бактерий необходимое время существования иРНК (от транскрипции до трансляции) невелико, в эукариотической клетке иРНК должна сохранять устойчивость достаточно долго, поскольку для транспорта молекулы РНК от места синтеза в ядре до места трансляции в цитоплазме требуется дополнительное время [39].

Сообщества микроорганизмов могут достигать очень высокой степени интеграции. И, возможно, интегрирующие механизмы, обеспечивающие целостность и согласованную работу частей эукариотической клетки, начали развиваться еще до объединения этих механизмов в общей клетке. При этом горизонтальный обмен генами мог послужить важным преадап-

тационным фактором для последующего переноса большинства митохондриальных и пластидных генов в ядро [3]. К основным интегрирующим механизмам целесообразно отнести способы передачи генетической информации и этологические факторы.

Широко распространенный у прокариот горизонтальный дрейф делает микробные биоценозы, включающие разные виды бактерий, во многом сходными с сообществами высших организмов [3]. Но у эукариот, по сравнению с прокариотами, принципиально иначе организован горизонтальный обмен генетическим материалом между отдельными организмами. У прокариот широко распространен обмен участками ДНК между представителями разных таксонов, а у эукариот межвидовой обмен генетическим материалом сохраняется преимущественно у низших форм. Установлены факты горизонтального обмена между всеми тремя «ветвями жизни» — археи, бактерии и эукариоты [40]. Однако в эволюции эукариот этот механизм поддержания изменчивости и приспособляемости играет менее значительную роль, чем у прокариот. Морфологическая дискретность таксонов прокариот поддерживалась дискретностью ниш или биогеохимических функций, и, по-видимому, неконтролируемый горизонтальный перенос сильно замедлял эволюцию прокариотной биосферы [41].

Вместо горизонтального дрейфа у эукариот стал развиваться более совершенный и контролируемый механизм внутривидового обмена генами — половой процесс, который сформировался и развился как новое средство выживания при изменении условий обитания. И в настоящее время многие примитивные эукариоты размножаются бесполом путем в благоприятных условиях, а при ухудшении условий переходят к конъюгации. Суть в том, что зигота, обладающая двойным запасом питательных веществ и часто покрытая плотной оболочкой, имеет повышенные шансы пережить неблагоприятный период, а образующиеся в результате редукционного деления клетки, вследствие рекомбинативной изменчивости, отличаются от родительских. Это можно трактовать как средство экстренного повышения изменчивости в популяции, причем средство более эффективное и экономное, чем нерегулируемое изменение собственного генома у прокариотов. В результате развились новые, более эффективные механизмы поддержания в популяциях необходимого уровня генотипической изменчивости: появились хромосомы, механизм кроссинговера и рекомбинативная изменчивость [3]. Механизмы, контролирующие уровень полиморфизма у эукариот, оказались гораздо более совершенными по сравнению с интенсивным мутированием и неупорядоченным горизонтальным переносом у прокариот. В целом можно считать, что устойчивость эукариот как надцарства связана с их более универсальной и экономной адаптивной стратегией, основанной на конъюгации.

Некоторые эукариоты научились «имитировать» химические сигналы, присущие прокариотам и необходимые для координации поведения

элементов сообщества, что позволило им регулировать жизнедеятельность прокариот в своем окружении [42].

Современные типы сообщества прокариотов, включающие цианобактерии и гетеротрофные бактерии, образуют бактериальные маты, которые встречаются в различных экстремальных местах обитания и характеризуются повышенной экологической толерантностью, а также высокой степенью интеграции компонентов сообществ (например, сложным пространственным распределением по градиентам кислорода, pH и другим важнейшим параметрам). Поэтому их можно рассматривать в качестве аналогов сообществ предков эукариот [43]. Это предположение косвенно подтверждается палеонтологическими и геологическими данными [44].

Вследствие неполноты нашего знания даже при обилии гипотез, следует признать, что удовлетворительной теории возникновения жизни на сегодняшний день не существует. Но с большой долей уверенности можно утверждать следующее:

На неравновесной границе древнего океана с атмосферой происходил естественный процесс, приведший к формированию относительно стабильных везикул, покрытых бислоевой (липидной) мембраной, имеющих клеточные размеры и характерный для клеток солевой состав, инвертированный по содержанию катионов относительно морской воды. Две фундаментальные асимметрии — клеточно-ионная и молекулярно-хиральная — были зафиксированы в ходе единого процесса образования аэрозолей. На стадии перехода от абиогенного синтеза первичных органических соединений к биологической эволюции подобные стабильные неравновесные образования вполне могли стать пробионтами — предшественниками живых клеток. Поверхностный микрослой, с которым мы связываем возникновение предшественников живых клеток, мог служить также механохимическим реактором для начальной эволюции системы конвариантной редупликации.

Жизнь на Земле началась при переходе от стадии физико-химической эволюции к биологической с самореплицирующихся молекул РНК. У всех живых организмов в системе синтеза белка РНК участвует не только как носитель информации, но выполняет также структурную и транспортную функции (рибосомальная и транспортная РНК) — это наследие древнего этапа «РНК-жизни» (4,0–3,8 млрд лет назад).

С точки зрения сложности организации разрывы между «первичным бульоном» и предшественниками живых клеток бактериями-прокариотами ничуть не меньше, чем между бактериями и млекопитающими.

Устойчивое существование биосферы стало возможным только при условии относительной замкнутости биогеохимических циклов, которая могла быть обеспечена сообществами микроорганизмов с разными биогеохимическими функциями. Это очевидно для этапа преджизни: ни одна отдельно взя-

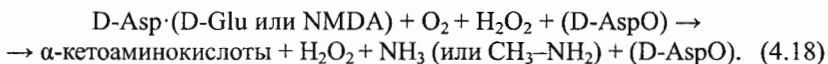
тая органическая молекула не может устойчиво самовоспроизводиться и поддерживать гомеостаз в условиях изменяющегося окружения. Вероятнее всего, общим предком всего живого было полиморфное сообщество, в котором воцарился коллективный симбиотический (синергетический) гомеостаз и происходил активный обмен наследственным материалом между организмами. Разнообразие, симбиоз, разделение функций, информационный обмен — изначальные свойства земной жизни.

4.5. Хиральность в онтогенезе

На примере обсуждавшихся выше важнейших стартовых протоклеточных асимметрий рассмотрим некоторые их проявления в онтогенезе. Напомним, что L-аминокислоты встречаются в организмах как в свободном виде, так и в составе пептидов и белков, синтезируемых на рибосомах, тогда как D-аминокислоты в нативных белках не встречаются. Гомохиральные олигопептиды, состоящие из L-аминокислот, чаще всего являются фрагментами белков [45], тогда как включение D-аминокислот в олигопептиды осуществляется с помощью специализированных ферментов.

В середине XX в. свободные D-аминокислоты в растениях и животных еще не были обнаружены, поэтому считалось, что L-аминокислоты — естественный природный продукт, а их правые стереоизомеры не свойственны живым системам.

Определение следовых количеств D-Asp, D-Glu и NMDA (N-метил-D-аспарагиновая кислота) в тканях осуществляется с помощью D-AspO (оксидаза D-Аспартата) [46, 47]. Механизм реакции, в которой D-AspO окисляет D-Asp, выглядит следующим образом:



Вследствие окисления образуются оксалоацетат, аммиак и перекись водорода.

Многие D-аминокислоты, в частности D-Asp, D-Ser и D-Ala, встречаются в свободном состоянии, а также в составе пептидов и белков бактерий, плесеней, позвоночных и беспозвоночных [48, 49]. Наличие D-аминокислот в составе пептидов клеточных стенок и антибиотиков обеспечивает защиту от воздействия пептидаз и разрушающих протеаз, не способных разорвать DD- и DL-связи. D-Asp также был найден в дентине человека, в глазных линзах, в катаракте, в мозге, в хрящах.

До недавнего времени было принято считать, что D-аминокислоты являются побочным нефункциональным фактором, сопровождающим патологические и возрастные изменения организма человека и животных. Действие многих лекарственных и агрохимических препаратов связано с хиральной частотой входящих в них энантиомеров аминокислот: терапев-

тический эффект чаще обусловлен L-формой, а D-энантиомеры могут обладать токсичными и даже мутагенными свойствами (талидамид, этамбутол, пеницилламин и др.). На этом основании более полувека назад был сформулирован принцип «хиральной чистоты биосферы», казавшийся многие годы незбылимым.

Исследования последних десятилетий показали, что отклонения от принципа «хиральной чистоты» связаны с регуляторными механизмами. Мы разделяем функции энантиомеров аминокислот по двум направлениям: L — синтез белков, а D — регуляция важнейших процессов.

Мы выдвигаем гипотезу, согласно которой механизмы, действующие в раннем эмбриогенезе, воспроизводят процессы возникновения предшественников живых клеток. И протоклетки, и эмбрион на начальных стадиях развития находятся в рацемате: протоклетки в рацемате океана, а эмбрион в рацемической жидкости материнского организма. Для развития и роста им необходимо запустить жизненно важные механизмы, связанные с накоплением и фракционированием ионов, аминокислот и других необходимых веществ из окружающей среды. Таким образом, мы расширяем общепризнанный закон Геккеля следующим образом: в индивидуальном развитии организм воспроизводит этапы эволюции, и, возможно, в первые дни жизни эмбрион воспроизводит протоклетку, формирующуюся в первичном Мировом океане.

По биогенетическому закону Эрнста Геккеля в индивидуальном развитии человека (онтогенезе) как бы воспроизводятся основные этапы эволюции (филогенеза). Онтогенез рассматривает развитие организма с одноклеточной стадии (яйцеклетка, оплодотворенная сперматозоидом), а мы распространяем эту теорию на доклеточную стадию, т. е. образование протоклетки, первичное ионное и хиральное фракционирование. Это позволяет рассматривать с общей точки зрения события образования предшественников живых клеток 3,8 млрд лет назад и циклически повторяющиеся процессы сперматогенеза и оогенеза, предшествующие оплодотворению и старту истории нового организма. Оба этих процесса включают формирование ионной и хиральной асимметрий.

Распределение D-аминокислот в органах и тканях

D-аспарагиновая кислота — наиболее широко распространенная аминокислота в различных органах и тканях животных [50]. В значительных количествах D-Asp обнаружен в мозге осьминогов *Vulgaris Octopus*, в периферической нервной системе каракатиц *Sepia officinalis* и кальмаров *Loligo vulgaris*, а также в их репродуктивной системе. Впоследствии D-Asp был обнаружен в нервной и эндокринной тканях многих других животных: в ганглиях морских зайцев *Aplysia fasciata* и *Aplysia Limacina*, в половых клетках эмбриона и у взрослых асцидий *Ciona Intestinalis*, в

нервных ганглиях ракообразных *Jasus lalandii* (омары), в гонадах и в гадериановых железах амфибий *Rana esculenta* (зеленая лягушка), в яичнике рептилий *Podarcis sicula* (итальянские стенные ящерицы), в нервной системе рыб *Merluccius merluccius* (европейский хек) и *Solea Solea*, в мозге кур *Gallus Gallus*. Кроме того, присутствие D-Asp также описано в нейроэндокринной системе млекопитающих, в частности у мышей *Mus musculus*, крыс *Rattus Norvegicus* и у человека *Homo sapiens*, а также в культурных пинеалоцитах крыс и в опухоли гипофиза GH3 клеток (см. [50]).

Нам представляются особенно важными данные об увеличении концентрации D-энантиомеров свободных аминокислот на ранних стадиях эмбрионального развития и ее уменьшения к моменту рождения [51]. Например, в клетках мозга на 14-й неделе развития человеческого эмбриона до 60 % всего свободного аспартата находится в D-форме. Однако к моменту рождения D-аспартат практически не обнаруживается. D-Asp осуществляет положительную обратную связь в синтезе мелатонина: подавляет выработку мелатонина пинеалоцитами, вызванную норадреналином. Концентрация D-Asp в гипофизе увеличивается в ответ на введение эстрогена, который, в свою очередь, увеличивает число пролактин-синтезирующих клеток и содержание пролактина в крови. Пролактин-синтезирующие клетки могут синтезировать D-Asp. Клонированный штамм опухолевых клеток гипофиза крыс (GH3) также может производить D-Asp.

В яичках содержание D-аспартата быстро увеличивается с 10-й по 40-ю неделю развития эмбриона. В яичках взрослых крыс D-аспартат обнаруживается в цитоплазме половых клеток, особенно его много в удлинённых сперматидеях, а в интерстициальных и клетках Сертоли меньше. D-аспартат синтезируется в самих семявыносящих канальцах [51].

Роль D-Asp в нервной системе

В нервной системе эмбрионов животных и человека D-Asp присутствует в значительных количествах. Так, высокое содержание D-Asp отмечено в нервной ткани многих морских животных: в головном мозге осьминогов *Octopus vulgaris* [48], каракатиц *Sepia officinalis* и кальмаров *Loligo vulgaris* в концентрации 8–15 мкмоль / г ткани, в мозговых ганглиях *Aplysia fasciata* D-Asp в концентрации (0,6–0,8 мкмоль / г ткани, в мозговых ганглиях омаров *Rock lobster* в концентрации 2,0–4,0 мкмоль / г ткани

Многие данные свидетельствуют о том, что D-Asp способствует синтезу белков, участвующих в развитии нервной системы, и выступает в качестве медиатора или нейромодулятора в синапсах [48, 52]. D-Asp высвобождается из пресинаптических окончаний и действует на постсинаптические рецепторы, которые могут увеличить локальную концентрацию цАМФ. Далее D-Asp окисляется D-аспартатоксидазой, которая локализована на постсинаптической мембране, что приводит к высвобождению

H_2O_2 и NH_3 . Кроме того, известно, что свободный D-Asp может транспортироваться L-глутаматными переносчиками из синоптической щели в пресинаптические аксоны — это альтернативный способ удаления D-Asp из синаптической щели.

В сетчатке млекопитающих D-Asp не появляется в течение эмбриональной жизни, но в раннем послеродовом этапе, в частности через 5–7 дней после рождения, его содержание достигает 350 нмоль / г ткани. После этого оно быстро снижается до уровня 30–50 нмоль / г ткани и остается на таком уровне на весь срок существования организма. Таким образом, повышение содержания D-Asp предшествует развитию зрения у животных. Кроме того, D-Asp играет определенную роль в зрении взрослых организмов: когда животное остается в темноте, концентрация D-Asp значительно снижается в сетчатке, а под воздействием света содержание D-Asp увеличивается до начального уровня. Возможно, этот эффект связан с действием рацемазы аспартата (фермент, который преобразует L-Asp в D-Asp), которая найдена в сетчатке и в головном мозге, поскольку ее активность в темноте снижается.

Таким образом, D-Asp является одним из ключевых факторов, влияющих на развитие центральной нервной системы, особенно в период внутриутробного развития и вскоре после рождения.

Важно, что D-Asp практически исчезает из нервной ткани взрослых животных, но содержание его увеличивается в эндокринных железах. Этот факт указывает на участие D-Asp в деятельности эндокринной системы (стероидогенез, сперматогенез, оогенез), но об этом речь пойдет ниже.

D-Asp в сперматозоидах

Первые исследования, подтвердившие участие D-аминокислот в функционировании эндокринной системы, были связаны с их обнаружением в составе половых клеток животных и человека.

D-Asp присутствует в гонадах самцов позвоночных животных, что указывает на его причастность к синтезу андрогенов [53]. Было показано, что концентрация D-аспартата в семенной плазме и в сперматозоидах была значительно снижена у олигоастенотерато-доноров («олиго» — недостаточная концентрация сперматозоидов в эякуляте, менее 20 млн/мл по нормам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ); «астено» — сперматозоиды недостаточно подвижны, прогрессивноподвижных менее 25 % по нормам ВОЗ; «терато» — много аномальных, более 70 % по нормам ВОЗ) и составляла 26 ± 6 нмоль/мл, у нормальных доноров (доноры, у которых эякулят соответствует нормам ВОЗ) концентрация составляла примерно 80 ± 12 нмоль/мл, а у азооспермиков (доноров, у которых отсутствуют сперматозоиды в эякуляте) — $12 \pm 1,5$ нмоль/мл.

В сперматозоиде концентрация D-аспартата у нормального донора составляла 130 фмоль/шт, а у олигоастенотерато-донора — $60,5 \pm 5$ фмоль/шт. Других типов D-аминокислот обнаружено не было. Исследователи пришли к выводу, что D-аспарагиновая кислота присутствует в семенной плазме и в сперматозоидах человека, и ее концентрация коррелирует с мужской фертильностью (оплодотворяющей способностью).

В ходе исследований было показано, что D-Asp в яичках локализуется в клетках Лейдига (клетках, синтезирующих тестостерон), венозной плазме крови яичек, венах яичкового венозного сплетения, эпидидимальных сперматозоидах (сперматозоидах из придатка яичка (эпидидимиса)), удлинённых сперматидях (наиболее зрелых половых клетках при сперматогенезе). Поскольку D-Asp содержится в венозной крови яичек, отсюда он, по всей вероятности, переходит в жидкость венозного сплетения яичка, где и включается в сперматозоиды. Было установлено, что D-Asp синтезируется в клетках Лейдига.

Роль D-Asp в женской половой системе

В ходе исследований было показано, что D-Asp содержится в фолликулярной жидкости женских яичников, и найдена прямая взаимосвязь между концентрацией этого энантиомера аминокислоты и качеством яйцеклеток [54].

В фолликулярной жидкости D-Asp присутствует в средней концентрации $14,9 \pm 4,5$ нмоль/мл. Существует небольшая разница в концентрации D-Asp у пациенток в зависимости от возраста: у женщин в возрасте 22–34 лет (группа А, 10 женщин) содержание D-Asp составляет $19,1 \pm 1,9$ нмоль/мл, а у пациенток в возрасте 35–40 лет (группа Б, 10 женщин) его содержание снижено до $10,9 \pm 1,2$ нмоль/мл ($p < 0,01$). Более того, концентрация D-Asp влияет на оплодотворяющую способность яйцеклеток сперматозоидами. Таким образом, концентрация D-Asp может рассматриваться как дополнительный параметр оценки качества ооцитов в программе технологий экстракорпорального оплодотворения (ЭКО).

Установлено также, что D-Asp участвует в регуляции синтеза лютеинизирующего гормона (ЛГ).

Инкубация и криоконсервация сперматозоидов в присутствии L/D-энантиомеров аминокислот в ЭКО-технологиях

В работе [55] показано, что присутствие в среде D-аспартата улучшает процесс криоконсервации с последующей разморозкой спермы и достоверно увеличивает количество подвижных сперматозоидов на $11 \pm 3\%$ ($p < 0,05$) по сравнению с контрольными образцами. Присутствие в среде

L-аспартата также увеличивает подвижность сперматозоидов, но в меньшей степени, на $5 \pm 2\%$. Возможно, перспективно включать D-аспартат в практику репродуктивных технологий.

Современная схема сперматогенеза

К настоящему моменту принятая схема сперматогенеза может быть дополнена рядом новых данных на основании исследований, проведенных на млекопитающих: крысах, кабанах [48, 56], а именно: ключевыми регуляторными факторами спермато- и стероидогенеза являются D-аспарагиновая кислота (D-Asp) и оксид азота (NO).

D-Asp усиливает выработку тестостерона, действуя как в качестве активатора гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси, так и в качестве местного регулятора стероидогенеза в гонадах. D-Asp стимулирует выработку хорионического гонадотропина человека (ХГЧ), который, в свою очередь, влияет на увеличение содержания тестостерона в клетках Лейдига. Клетки Лейдига млекопитающих вырабатывают один из переносчиков L-Glu, GLAST, который служит посредником для поглощения D-аспартата. Ингибирует эти процессы L-Cys (цистеин).

Механизм действия D-Asp на стероидогенез в клетках Лейдига был впервые описан в [57]. D-Asp индуцирует синтез белка StAr («steroidogenic acute regulatory protein» — стероидогенный регуляторный белок), способствующего перемещению холестерина на внутреннюю сторону митохондриальной мембраны в клетке Лейдига. С участием цитохрома P450_{ssc} холестерин расщепляется, в результате чего первый метаболит в цепочке стероидогенеза, прегненолон, мигрирует в цитоплазму, где превращается в тестостерон.

Другим важным регулятором гормональной активности является NO [58-60]. Оксид азота играет важную роль в сперматогенезе, в настоящее время стало известно, что он участвует и в гормональной регуляции в эндокринных железах. В тканях NO синтезируется из L-аргинина при помощи NO-синтазы (NOS), которая активируется под действием кальция и кальмодулина, а ингибирует ее эфир N-метиларгинин (L-NAME) [61].

NO участвует в регуляции репродуктивной системы. Клетки яичек содержат NO-цГМФ, который влияет на сперматогенез и стероидогенез. NO образуется в клетках Лейдига, где значительно снижает концентрацию тестостерона, выступая антагонистом по отношению к D-Asp.

Результаты эксперимента *in vitro*, в котором D-Asp и/или L-Arg (предшественник NO) были добавлены в гомогенат яйца, показали, что D-Asp вызывает повышение скорости выработки тестостерона ($p < 0,01$), а L-Arg, напротив, приводит к существенному ($p < 0,05$) ее снижению [56]. Одновременное присутствие двух веществ не изменяло содержания тестостерона в ткани.

Функциональные исследования на культуре клеток Лейдига и других клеток показали, что стадия *преобразования холестерина* ферментом P450_{scc} ингибируется NO.

Свободный D-Asp был найден в семенниках не только млекопитающих [48]. В сезон размножения амфибий и пресмыкающихся уровень D-Asp в гонадах самцов значительно увеличивается, способствуя увеличению выработки тестостерона и повышению его концентрации в плазме крови. Однако в отличие от действия D-Asp в организме млекопитающих в гонадах травяных лягушек *R. esculenta* реализуется обратное соотношение между концентрацией D-Asp и активностью тестостерона: подавляя синтез тестостерона в октябре, D-Asp блокирует процесс оплодотворения земноводных в холодное время года.

Приведенный материал убедительно свидетельствует о том, что D-Asp и NO синергетично взаимодействуют в регуляции репродуктивных систем.

D-Asp и окислительный стресс

Выше мы отмечали, что под действием оксидазы D-аспартата (D-AspO, распространена во всех тканях) D-Asp распадается на оксалоацетат, аммиак и перекись водорода. Перекись водорода относится к активным формам кислорода (АФК), избыток которых опасен для жизни, поэтому она быстро гидролизуется либо каталазой, либо глутатионпероксидазой. Если глутатионпероксидаза своевременно не справляется с ликвидацией перекиси водорода, то возможно развитие окислительного стресса.

Обнаружено прооксидантное действие D-Asp в яичках препубертатных крыс в экспериментах *in vitro* [49]. Эксперименты *in vivo* показали, что введение D-Asp не привело к серьезным клиническим диагнозам и смерти, однако значительно повысилась концентрация активных форм кислорода, что и означает состояние окислительного стресса. Это воздействие может быть ответственно за физиологические эффекты в период полового созревания крыс.

В целом можно предположить, что отмеченные выше активирующие и ингибирующие эффекты D-Asp отражают регуляторную закономерность, известную в физиологии, когда малые концентрации эффекторов активируют биофизическую систему, а большие ингибируют ее.

Синтез лютеинизирующего гормона, гормона роста, гонадолиберина, окситоцина, вазопрессина

В эндокринных железах было отмечено высокое содержание D-Asp и N-метил-D-аспарагиновой кислоты (NMDA) [62], поэтому было важно выяснить их взаимодействие в регуляции стероидо- и гаметогенеза.

Известно, что NMDA стимулирует выброс нескольких гормонов из аденогипофиза [42]. Иммуногистохимическое исследование показало, что NMDA-рецепторы собраны в специальных гормон-секретирующих клетках передней доли гипофиза, а также в нейронах гипоталамуса и ассоциированы с действием гонадотропного гормона (GnRH). NMDA — метилированная форма D-аспартата. По всей видимости, можно полагать, что: а) D-Asp — предшественник NMDA, б) они оба участвуют в гормональной регуляции организма.

Эксперименты *in vivo* и *in vitro* показали, что введение D-Asp повышает концентрацию NMDA и стимулирует выработку лютеинизирующего гормона (ЛГ) и пролактина в аденогипофизе. Этот эффект специфичен исключительно для D-Asp, так как введение других аминокислот (L-Asp, D-Ala, L-Ala, D-Glu, L-Glu) не приводило к подобным последствиям [48].

В экспериментах *in vitro* D-Asp непосредственно способствует выработке гормона роста (ГР) [62]. В экспериментах *in vivo* было показано, что D-Asp может действовать через посредника — NMDA, который отвечает за высвобождение ЛГ посредством активации гонадотропин-рилизинг-гормона (гонадолиберин, ГнРГ). Таким образом, D-Asp, после преобразования в NMDA, действует на гипоталамус и гипофиз и участвует в синтезе ГнРГ, что приводит к высвобождению ЛГ и ГР. D-Asp регулирует синтез и секрецию окситоцина (повышает уровень мРНК окситоцина в гипоталамусе). Кроме того, D-Asp повышает уровень мРНК вазопрессина.

Таким образом, можно предположить, что D-Asp играет важную роль в модуляции экспрессии генов и гормонов. Важно подчеркнуть, что предположение о существенном синергетическом эффекте во взаимодействии D-Asp, NO и NMDA высказано здесь нами впервые.

Влияние D-Asp на эякулят млекопитающих

D-Asp включен в процесс синтеза тестостерона, и в ряде работ показано, что он напрямую влияет на качество эякулята [63]: он увеличивает общую подвижность сперматозоидов, долю быстрых сперматозоидов, количество сперматозоидов с прямолинейным движением. Вместе с тем, хотя и существуют некоторые предположения, до сих пор не ясно, каким именно образом D-Asp увеличивает подвижность сперматозоидов

Как было отмечено ранее, D-Asp является предшественником NMDA, который активирует NMDA-рецептор (глутаматный рецептор), представляющий собой кальциевый канал. В то же время кальций влияет на подвижность сперматозоидов, увеличивая интенсивность биения жгутиков при взаимодействии с анионом HCO_3^- .

С другой стороны, D-Asp может непрямым образом влиять на подвижность сперматозоидов, стимулируя клетки Лейдига к производству специфического полового гормона, включающегося в гипоталамус-гипо-

физарную систему активности гонадотропина. Подобный же вывод был сделан и в [64].

В этой работе авторы изучили влияние D-Asp на синтез ЛГ и тестостерона *in vivo* на человеке, а также молекулярный механизм включения D-Asp в гормональную регуляцию на крысах. У 87 % мужчин (экспериментальная группа — 23 человека, контрольная группа — 20 человек) после эксперимента концентрация ЛГ повысилась на 33 %, а тестостерона — на 42 % ($p < 0,01$).

Эксперименты на крысах подтвердили предложенный ранее другими исследователями молекулярный механизм синтеза и распределения гормонов (в гипофизе — регуляция посредством цГМФ, а в яичках — цАМФ). Причем данный вид регуляции специфичен только для D-энантиомера аспарагиновой кислоты. Кроме того, в тканях яичка и гипофиза обнаружили большие концентрации рацемазы D-аспартата, которая превращает L-Asp в D-Asp (и наоборот).

Физиологические и молекулярные механизмы старения

Известно, что в процессе старения происходит увеличение процентного содержания D-энантиомеров аминокислот в белках различных тканей организмов человека и животных. Этот процесс имеет термодинамическую природу: по оценке, приведенной в работе [65], энтропия гомохиральной цепи меньше энтропии гетерохиральной цепи на величину

$$\Delta S = kN \ln(x_L \ln x_L + x_D \ln x_D), \quad (4.19)$$

где k — постоянная Больцмана, N — число мономеров в цепи, x_i — доля молекул i -го энантиомера в цепи. Таким образом, организм, как неравновесная система, состоящая исключительно из L-энантиомеров, стремится к равновесию, и, согласно принципу максимума энтропии, к балансу L-/D-энантиомеров.

В настоящее время не вызывает сомнений, что *рацемизация аминокислот* — это неизбежный процесс, сопровождающий старение организма, спонтанно происходящий во многих тканях различных организмов, и, в частности, в организме человека.

Существует точка зрения, согласно которой рацемизация хиральных соединений в клетках в процессе старения носит не случайный характер, а формирует положительную обратную связь в системе регуляции процессов метаболизма, приводящую к развитию патологических состояний и ускорению старения (положительная обратная связь): деградация белка → увеличение конформационной свободы → увеличение скорости рацемизации → конформационные и пространственные изменения → ускорение деградации [66].

В составе белков наиболее нестабилен по отношению к рацемизации остаток аспарагина. При его спонтанном деаминировании могут образовываться четыре продукта: L- и D-изомеры аспартата и изоаспартата. Но остаток аспарагиновой кислоты также нестабилен и изомеризуется с образованием D-изомеров аспартата и изоаспартата, а также L-изоаспартата [67]. При окислительном стрессе неустойчивость аспарагина еще более возрастает [65]. Поскольку спонтанная деградация аспарагина идет с заметной скоростью, в ходе эволюции появился специальный механизм репарации его последствий: в клетках имеется специальный фермент — аминотрансфераза белкового изоаспартата (PIMT), — который специфично метилирует свободную α -карбоксильную группу D-аспартата или изоаспартата. Это облегчает образование сукцинимиды, из которого затем образуется аспартат, но полной репарации до аспарагина не происходит.

Скорость рацемизации аспартата *in vivo* зависит от физико-химических характеристик окружающей среды. Так как концентрации солей, pH, температура флуктуируют весьма незначительно, скорость рацемизации аспартата зависит от соседних аминокислотных остатков, от расположения аспартата во вторичной структуре, от пространственного окружения, опосредованного третичной структурой. Во многих случаях образование сукцинимиды происходит в терминальных концах белков, в открытых регионах на поверхности белков, а также на изгибах белковых цепей [68].

Скорость рацемизации аспартата в белках и его процентное содержание могут служить для определения времени жизни белков *in vivo*. В белках с большим временем жизни содержание D-аспартата постоянно, что является следствием равновесия между скоростью рацемизации и скоростью обновления белка. В структурных белках, обновления которых не происходит совсем, содержание D-аспартата линейно увеличивается с возрастом.

Модельные расчеты избирательности ряда ионных каналов (в частности, калиевого, KcsA) при полной L/D-изомеризации или частичной замене L-Asp на D-Asp в фильтре KcsA [69] показали, что при полной L-/D-замене происходят незначительные изменения ион-специфичных характеристик канала, однако при замене L-Asp на D-изомер в фильтре существенно изменяется ионная избирательность канала по ионам щелочных металлов, вплоть до полного исчезновения проводимости канала. Подобные эксперименты существенно затруднены *in vivo*, однако численный эксперимент позволяет предположить, что возможные при старении и патологиях процессы хиральной рацемизации приводят к драматическому изменению ионной специфичности клеточных мембран.

Ион-специфичные и энантиомер-специфичные процессы, по-видимому, существенны для всех стадий онтогенеза, включая оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом. Физиологическим эффектом связывания рецепторов *zona pellucida* (прозрачной оболочки) яйца с мембраной головки сперматозоида является увеличение концентрации ионов Ca^{2+} в сперматозоиде

[70]. Молекулярный механизм этого процесса связан с открытием потенциал-зависимых кальциевых ионных каналов Т-типа в мембране головки сперматозоида в результате ее деполяризации при связывании рецепторов зона pellucida с рецепторами мембраны сперматозоида (действие прогестерона). Прогестерон в наибольшей степени влияет на увеличение концентрации ионов Ca^{2+} внутри сперматозоида, так как активирует натриевые ионные каналы и, таким образом, вызывает деполяризацию мембраны сперматозоидов.

Во избежание полиспермии при оплодотворении, мембрана яйца сразу утрачивает способность сливаться с мембранами сперматозоидов после проникновения первого спермия (за счет изменения электрического потенциала плазматической мембраны яйца с -70 мВ до $+20$ мВ вследствие поступления в яйцо ионов натрия из-за активации натриевых каналов, а также за счет активации Na-насоса (Na,K-АТФазы), и за счет кортикальной реакции.

В результате этой реакции увеличивается концентрации свободных ионов кальция в клетке, мембраны кортикальных гранул сливаются с плазматической мембраной яйца, вызывая тем самым экзоцитоз их содержимого. Волна экзоцитоза содержимого кортикальных гранул распространяется по кортексу от места проникновения сперматозоида к противоположному концу яйца. За распространение кортикальной реакции непосредственно отвечают ионы кальция. Возникнув, процесс высвобождения кальция распространяется самопроизвольно. Свободный кальций способен вызвать выход связанного кальция из мест, где он аккумулировался, создавая при этом волну высвобождения ионов кальция и экзоцитоз кортикальных гранул. Это и есть цитоплазматическая кальциевая автоволна.

Существует еще одно ключевое биологическое явление, связанное с появлением череды симметрий на ранних стадиях эмбриогенеза [71]. Речь идет о *симметризации* — возникновении билатеральной (двусторонней) симметрии у зародышей, развивающихся из радиально-симметричных яиц. Явление симметризации изучено преимущественно у позвоночных животных. Плоскость симметрии, разделяющая зародыш на правую и левую стороны, и одновременно дорсовентральная полярность определяются до начала дробления (осетровые рыбы, земноводные) или в конце периода дробления (акуловые рыбы, птицы, млекопитающие).

И еще одно соображение, связанное с аминокислотными асимметриями. Известно, что у людей имеется несколько аминокислот, которые относятся к классу «незаменимых». Они не синтезируются в организме и могут поступать в него исключительно с пищей. Для взрослого здорового человека незаменимыми являются 8 аминокислот: валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин; для детей незаменимыми являются также аргинин и гистидин. По имеющимся данным, эти аминокислоты в функционально значимых количествах не встречаются в организмах млекопитающих. Из этого можно заключить, что для обеспе-

чения надежности в работе системы D-аминокислотной регуляции в организмах в этой системе используются только те аминокислоты, которые имеют эндогенное происхождение и не являются незаменимыми.

Подытоживая материалы обзора, можно отметить, что стартовые процессы возникновения предшественников живых клеток, связанные с возникновением молекулярной — хиральной и клеточной — ионной асимметрий, прямым образом транслируются на стартовые процессы оплодотворения яйцеклетки и начало ее деления у многоклеточных организмов. В этом, как нам представляется, состоит новое, расширенное понимание филогенетического закона Эрнста Геккеля.

Обе асимметрии, имеющие физико-химическую основу, способны перейти в поле информационных процессов. Относительно ионной асимметрии можно сказать, что она служит непосредственным регулирующим фактором для многих метаболических и транспортных процессов, а также основой важнейшего информационного процесса у многоклеточных организмов — нервного импульса. Для передачи информации аксон реализует двоичную систему: «да»/«нет». Наподобие химических хиральных переключателей энантиомеры биологически значимых хиральных соединений могут не только быть ключевыми в комплементарных взаимодействиях, но и служить логическим элементом — переключателем информации, причем как на уровне простого кодирования «да»/«нет», так и на уровне перекодирования «осмысленного» сигнала.

Литература

1. *Brocks J. J., Logan G. A., Buick R., Summons R. E.* Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes // *Science*. Aug 13, 1999. 285 (5430). P. 1025–1027.
2. *Раутиан А. С.* Предисловие к книге П. Тейяра де Шардена «Феномен человека». М.: Устойчивый мир, 2001.
3. *Марков А. В., Куликов А. М.* Происхождение эукариот как результат интеграционных процессов в микробном сообществе (доклад в Институте биологии развития 29 января 2009 г.: *Марков А. В.* Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.).
4. *Кузнецов А. П., Лебкова Н. П.* Бактериальное происхождение митохондрий эукариот в свете современных представлений об эволюции органического мира // *Известия РАН. Сер. Биология*. 2002. № 4. С. 501–507.
5. *Margulis L., Bermudes D.* Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory // *Symbiosis*. 1985. Vol. 1. P. 101–124.
6. *Vellai T., Takacs K., Vida G.* A new aspect to the origin and evolution of eukaryotes // *J. Mol. Evol.* May 1998. Vol. 46. № 5. P. 499–507.
7. *Cavalier-Smith T.* The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002. Vol. 52. Pt 1. P. 7–76.

8. *Gupta R. S.* Protein phylogenies and signature sequences: evolutionary relationships within prokaryotes and between prokaryotes and eukaryotes // *Antonie Van Leeuwenhoek*. Jul. 1997. Vol. 72. № 1. P. 49–61.
9. *Martin W., Schnarrenberger C.* The evolution of the Calvin cycle from prokaryotic to eukaryotic chromosomes: a case study of functional redundancy in ancient pathways through endosymbiosis // *Curr Genet*. Jul. 1997. Vol. 32. № 1. P. 1–18.
10. *Takemura M.* Poxviruses and the origin of the eukaryotic nucleus // *J. Mol. Evol.* May 2001. Vol. 52. № 5. P. 419–425.
11. *Dolan M. F., Melnitsky H., Margulis L., Kolnicki R.* Motility proteins and the origin of the nucleus // *Anat. Rec.* Nov 1. 2002. Vol. 268. № 3. P. 290–301.
12. *Hartman H., Fedorov A.* The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Feb. 5, 2002. Vol. 99. № 3. P. 1420–1425.
13. *Grogan D. W.* Hyperthermophiles and the problem of DNA instability // *Mol. Microbiol.* Jun. 1998. Vol. 28. № 6. P. 1043–1049.
14. *Спирин А. С., Гаврилова Л. П.* Рибосома. 2-е изд. М., 1971. 112 с.
15. *Шаниро Р.* У истоков жизни // *В мире науки*. 2007. № 10. С. 22–29.
16. *Заикин А. Н.* Формирование, распространение и взаимодействие экситонов (автоволн-квазичастиц) в активной среде // *Физическая мысль России*. 1995. № 1. С. 54–63.
17. *Эйген М., Шустер П.* Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул // М.: Мир, 1982. 270 с.
18. *Чернавский Д. С.* Проблемы происхождения жизни и мышления с точки зрения современной физики // *УФН*. 2000. Т. 170. № 2. С. 157–183.
19. *Снытников В. Н.* Астрокатализ как стартовый этап геобиологических процессов. Жизнь создает планеты // *Эволюция биосферы и биоразнообразия*. К 70-летию А. Ю. Розанова. М.: КМК, 2006. С. 49–59.
20. *Doolittle W. F.* Uprooting the tree of life // *Scientific American*. February, 2000. Vol. 282ю № 6. P. 90–95.
21. *Твердислов В. А., Яковенко Л. В.* Физические аспекты возникновения предшественников живой клетки. О двух фундаментальных асимметриях — ионной и хиральной // *Вестник Московского университета. Сер. 3. Физика. Астрономия*. 2008. № 3. С. 3–16.
22. *Dobson C. M., Ellison G. B., Tuck A. F., Vaida V.* Atmospheric aerosols as prebiotic chemical reactors // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2000. Vol. 97. P. 11864–11868.
23. *Яковенко Л. В., Твердислов В. А.* Поверхность Мирового океана и физические механизмы предбиологической эволюции // *Биофизика*. 2003. Т. 48. № 6. С. 1137–1146.
24. *Goldanskii V. I., Kuz'min V.V.* Chirality and cold origin of life // *Nature*. 1991. Vol. 352. P. 114.
25. *Аветисов В. А., Гольданский В. И.* Физические аспекты нарушения зеркальной симметрии биоорганического мира // *Успехи физических наук*. 1996. Т. 166. № 8. С. 873–891.
26. *Иваницкий Г. Р., Деев А. А., Хижняк Е. П.* Биологическое значение тепловых узор на поверхности воды // *Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты* / Ред. А. Б. Рубин. М.; Ижевск: Институт ком-

- пьютерных исследований; НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2007. С. 292–328.
27. *Carnall J. M. A., Waudby C. A., Belenguer A. M., Stuart M. C. A., Peyralans J. J.-P., Otto S.* Mechanosensitive Self-Replication Driven by Self-Organization // *Science*. 2010. Vol. 327. P. 1502–1506.
 28. *Спирин А. С.* Рибонуклеиновые кислоты как центральное звено живой материи // *Вестник РАН*, 2003. Т. 73. № 2. С. 117–127.
 29. *Salgado P. S., Koivunen M. R. L., Makeyev E. V., Bamford D. H., Stuart D. I. et al.* The structure of an RNAi polymerase links RNA silencing and transcription // *PLoS Biology*. 2006. Vol. 4. Issue 12. P. e434. doi: 10.1371/journal.pbio.0040434.
 30. *Boussau B., Blanquart S., Necsulea A., Lartillot N., Gouy M.* Parallel adaptations to high temperatures in the Archaeal eon // *Nature*. 2008. Vol. 456. P. 942–945. doi:10.1038/nature07393.
 31. *Gaucher E. A., Govindarajan S., Ganesh O. K.* Palaeotemperature trend for Precambrian life inferred from resurrected proteins // *Nature*. 2008. Vol. 451. P. 704–707.
 32. *Rouget C., Papin C., Boureau A., Meunier A.-C., Franco B., Robine N., Lai E. C., Pelisson A., Simonelig M.* Maternal mRNA deadenylation and decay by the piRNA pathway in the early *Drosophila* embryo // *Nature*. 2010. Published online 17 October 2010.
 33. *Bergh O., Børshheim K. Y., Bratbak G., Heldal M.* High abundance of viruses found in aquatic environments // *Nature*. August 1989. Vol. 340 (6233). P. 467–468.
 34. *Danovaro R., Dell'Anno A., Corinaldesi C. et al.* Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems // *Nature*. 2008. Vol. 454. P. 1084–1087.
 35. *Angly F. E. et al.* The Marine Viromes of Four Oceanic Regions // *PLoS Biology*. 2006. Vol. 4. Issue 11. P. e368.
 36. *Сорохтин О. Г., Ушаков С. А.* Развитие Земли. М.: Изд-во МГУ, 2002. 560 с.
 37. *Edwards K. J., Gihring T. M., Banfield J. F.* Seasonal variations in microbial populations and environmental conditions in an extreme acid mine drainage environment // *Appl. Environ. Microbiol.* Aug. 1999. Vol. 65. № 8. P. 3627–3632.
 38. *Zettler L. A., Gomez F., Zettler E., Keenan B. G., Amils R., Sogin M. L.* Microbiology: eukaryotic diversity in Spain's River of Fire // *Nature*. 2002. Vol. 417 (6885). P. 137.
 39. *Forterre P.* Thermoreduction, a hypothesis for the origin of prokaryotes // *C. R. Acad. Sci. III.* Apr. 1995. Vol. 318. № 4. P. 415–422.
 40. *Andersson J. O., Sjogren A. M., Davis L. A., Embley T. M., Roger A. J.* Phylogenetic analyses of diplomonad genes reveal frequent lateral gene transfers affecting eukaryotes // *Curr. Biol.* Jan. 21, 2003. Vol. 13. № 2. P. 94–104.
 41. *Rudi K., Skulberg O. M., Jakobsen K. S.* Evolution of cyanobacteria by exchange of genetic material among phylogenetically related strains // *J. Bacteriol.* Jul. 1998. Vol. 180. № 13. P. 3453–3461.
 42. *Rice S. A., Givskov M., Steinberg P., Kjelleberg S.* Bacterial signals and antagonists: the interaction between bacteria and higher organisms // *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.* Aug. 1999. Vol. 1. P. 23–31.
 43. *Paerl H. W., Pinckney J. L., Stegge T. F.* Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environments // *Environ. Microbiol.* Feb. 2000. Vol. 2. P. 11–26.
 44. *Brocks J. J., Logan G. A., Buick R., Summons R. E.* Archean molecular fossils and the early rise of eukaryotes // *Science*. Aug. 13, 1999. № 285 (5430). P. 1025–1027.

45. Холдейн Дж. Информация, необходимая для воспроизведения первичного организма // Происхождение предбиологических систем / Под ред. А. И. Опарина. М.: Мир, 1966. 462 с.
46. Кеньон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М.: Мир, 1972. 336 с.
47. Бакстон Ш., Робертс С. Введение в стереохимию органических соединений / Пер. с англ. В. М. Демьянович. М.: Мир, 2005. 311 с.
48. Bernal J. D. The Origin of Life, Weidenfeld and Nicolson. London, 1967. 345 p.
49. Rutten M. G. The Origin of Life (by natural causes). Amsterdam; London; New York: Elsevier publishing company, 1971.
50. Furuchi T., Homma H. Free D-Aspartate in Mammals // Biol. Pharm. Bull. 2005. Vol. 28. № 9. P. 1566–1570.
51. Dunlop D. S., Niedle A., McHale D., Dunlop D. M., Lajtha A. The presence of free D-aspartic acid in rodents and man // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1986. Vol. 142. P. 27–32.
52. Spinelli P., Brown E., Ferrandino G., Branno M., Montarolo P. G., D'Aniello E., Rastogi R. K., D'Aniello B., Chieffi G., Fisher G. H., D'Aniello A. D-Aspartic acid in the nervous system of *Aplysia Limacina*: Possible role in neurotransmission // J. Cell. Physiol. 2006. Vol. 206. P. 672–681.
53. D'Aniello G., Ronsini S., Guida F., Spinelli P., D'Aniello A., Occurrence of D-aspartic acid in human seminal plasma and spermatozoa: Possible role in reproduction // Fertility and Sterility. 2005. Vol. 84. № 5. P. 1444–1449.
54. D'Aniello G., Grieco N., Di Filippo M. A., Cappiello F., Topo E., D'Aniello E., Ronsini S. Reproductive implication of D-aspartic acid in human pre-ovulatory follicular fluid // Human Reproduction. 2007. Vol. 22. № 12. P. 3178–3183.
55. Каминова С. Ю., Симоненко Е. Ю. Влияние L- и D-энантиомеров аминокислот на подвижность сперматозоидов // Сб. тезисов «Ломоносов-2010», секция «Физика». 2009. Т. 1. С. 87–88.
56. Lamanna C., Assisi L., Vittoria A., Botte V., Di Fiore M. M. D-Aspartic acid and nitric oxide as regulators of androgen production in boar testis // Theriogenology. 2007. Vol. 67. P. 249–254.
57. Nagata Y., Homma H., Matsumoto M., Imai K. Stimulation of steroidogenic acute regulatory protein (stAR) gene expression by D-aspartate in rat Leydig cells // FEBS Lett. 1999. Vol. 454. P. 317–320.
58. Agustín-Pavón C. Role of nitric oxide in pheromone-mediated intraspecific communication in mice // Physiol. Behav. 2009. Vol. 98. № 5. P. 608–613.
59. Lee N. P. Y., Cheng C. Y. Nitric oxide and cyclic nucleotides // Oxidative Medicine and Cellular Longevity. 2008. Vol. 1. P. 25–32.
60. Pathak N. D., Lal B. Paracrine role of macrophage produced-nitric oxide (NO) in Leydig cell steroidogenesis in a teleost, *Clarias batrachus*: Impact of gonadotropin, growth hormone and insulin on NO production by testicular macrophages // General and Comparative Endocrinology. 2009. Vol. 160. P. 12–18.
61. Dixit V. D., Parvizi N. Nitric oxide and the control of reproduction // Anim. Reprod. Sci. 2001. 65. P. 1–16.
62. D'Aniello A., Di Fiore M. M., Fisher G. H., Milone A., Seleni A., D'Aniello S., Perna A. F., Ingrosso D. Occurrence of D-aspartic acid and N-methyl-D-aspartic acid in

- rat neuroendocrine tissues and their role in the modulation of luteinizing hormone and growth hormone release // *The FASEB Journal*. 2000. Vol. 14. P. 699–714.
63. *Macchia G., Topo E., Mangano N., D'Aniello E., Boni R.* DL-Aspartic acid administration improves semen quality in rabbit bucks // *Anim. Reprod. Sci.* 2010. Vol. 118. № 2–4. P. 337–343.
64. *Topo E., Soricelli A., D'Aniello A., Ronsini S., D'Aniello G.* The role and molecular mechanism of D-aspartic acid in the release and synthesis of LH and testosterone in humans and rats // *Reprod. Biol. Endocr.* 2009. Vol. 7. P. 120.
65. *Ingrosso D., D'Angelo S., di Carlo E., Perna A., Zappia V., Galetti P.* Increased methyl esterification of altered aspartyl residues in erythrocyte membrane proteins in response to oxidative stress // *Eur. J. Biochem.* 2000. Vol. 267. № 14. P. 4397–4405.
66. *Hipkiss A.R.* On the «struggle between chemistry and biology during aging» — implications for DNA repair, apoptosis and proteolysis, and a novel route of intervention // *Biogerontology*. 2001. Vol. 2. P. 173–178.
67. *Fujii N., Momose Y., Harada K.* Kinetic studies of racemization of aspartyl residues in model peptides of α A-crystallin // *Int. J. Peptide Protein Res.* 1996. Vol. 48. P. 118–122.
68. *Ritz-Timme S., Collins M.J.* Racemization of aspartic acid in human proteins // *Ageing Res. Rev.* 2002. Vol. 1. P. 43–59.
69. *Твердислов В. А., Яковенко Л. В., Дмитриев А. В., Жаворонков А. А., Твердислова И. Л.* Происхождение предшественников живой клетки. О двух фундаментальных асимметриях — ионной и хиральной // *Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты* / Под ред. А. Б. Рубина. М.; Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований, 2007. С. 257–291.
70. *Гилберт С.* Биология развития. В 3-х т. Т. 1 / Пер. с англ. // М.: Мир, 1993. 228 с.
71. *Биологический энциклопедический словарь* // Гл. ред. М. С. Гиляров. 2-е изд., испр. М.: Сов. Энциклопедия, 1986.

Глава 5

Эволюция геобиосферы Земли

Надо думать о настоящем ради будущего,
а не о настоящем ради прошлого.

Принцип «третьей силы» Римской империи, I–II вв.

5.1. Геосфера как биотехнологический реактор эволюции

...жизнь предопределена существованием
атома, и таинство всего сущего заключается
в самой низшей ступени.

А. Эйнштейн

Проблема происхождения и эволюции Жизни на Земле является, по существу, одной из двух важнейших проблем экологии. А именно — каким образом более 3,5 млрд лет назад в неживой природе возникли условия для абиогенного возникновения живой ветви природы. Вторая проблема — сохранение Жизни, поддержание устойчивой эволюции Ноосферы в условиях жесткого антропогенного прессинга агрессивно развивающегося человечества. В первом случае речь идет о формировании природной средой живых систем ранних и ныне представленных в Биосфере форм. Во втором — о путях разумно контролируемой устойчивой коэволюции геобиосферы и человечества. С точки зрения физики живую и неживую природу объединяет, помимо таблицы Менделеева, важное фундаментальное свойство — термодинамическое неравновесие, лежащее в основе сопряженных процессов самоорганизации, к которым напрямую относится зарождение Жизни.

Согласно распространенным представлениям, процесс образования Земли протекал путем аккумуляции холодных твердых тел. Первоначально Земля была достаточно однородной, и ее последующее изменение происходило в ходе дифференциации исходного гомогенного вещества на кору, мантию и ядро. Этот период, в течение которого происходило формирование Земли как единого твердого тела, завершился примерно 4,6 млрд лет назад. В последующий период на Земле шли активные геологические процессы, сформировавшие лито-, гидро- и атмосферу.

Формирование Мирового океана и образование атмосферы происходило постепенно, в тесной связи с формированием земной коры. На первобытной Земле основная масса воды находилась в связанном гидратированными породами состоянии, и Мировой океан содержал менее 10 % воды относительно современного объема. Остальные 90 % образовались позднее за счет выделения паров воды из внутренних слоев Земли, при этом считается, что рН Мирового океана и его ионный состав на протяжении всей истории Земли были относительно стабильными (чего, по-видимому, нельзя сказать о неизменности ионной силы).

Атмосфера первобытной Земли принципиально отличалась от современной. По существующим представлениям атмосфера, в которой развилась жизнь, имела восстановительный характер. Она была лишена свободного кислорода, содержала главным образом водород и его соединения (метан, аммиак, пары воды), в меньшем количестве — сероводород, азот, двуокись углерода и благородные газы. Отсутствие свободного кислорода имело принципиальное значение, поскольку простые органические вещества, образующиеся в этот период, не могли бы сохраняться в присутствии кислорода на протяжении времени, достаточного для возникновения более сложных соединений. Образование современной атмосферы, содержащей кислород, произошло значительно позднее и связано с жизнедеятельностью фотосинтезирующих организмов.

Основные черты эволюции геобиосферы могут быть охарактеризованы следующим образом:

1. В развиваемых авторами концепциях геобиосферы Земли может быть представлена как эволюционирующая иерархия активных сред, способных сопряженно сменять череду регулярных и хаотических, симметричных и асимметричных физико-химических, биологических и экологических структур. Спонтанное возникновение пространственных асимметрий в распределении важнейших химических элементов, составивших впоследствии биосферу, послужило одним из важнейших факторов формирования предшественников живых систем в абиогенной среде. Составной частью этого процесса стало возникновение ионной клеточной и хиральной молекулярной асимметрий на неравновесных границах фаз в Мировом океане.
2. Химический состав геосферы обусловлен процессами дегазации земных недр, адсорбцией летучих компонентов породами земной коры и их растворением в водах Мирового океана. Основным фактором, определяющим распространенность большинства элементов в геосфере и биоте, является состав земной коры. Наблюдаются существенные корреляции содержания большинства химических элементов (за исключением избыточных летучих) во всех компонентах геобиосферы.
3. Уникальное свойство геосферы — относительное постоянство усредненного химического состава Мирового океана на протяжении мил-

лиардов лет эволюции Земли, что в значительной степени определило пути возникновения и эволюции Жизни. Атмосфера, относительно «бедная» по химическому составу по сравнению с литосферой, на протяжении геологической истории Земли претерпела кардинальные изменения — от смеси углекислого газа, аммиака и метана до азотно-кислородной смеси. В последнее столетие за счет множественных включений антропогенного происхождения отмечается постепенное изменение состава приземной атмосферы. Потоки вещества природного и антропогенного происхождения поступают в атмосферу с поверхности континентов и Мирового океана и играют существенную роль в глобальной циркуляции геобиосферы.

4. Биомасса всех форм жизни на Земле составляет, по разным подсчётам, 2,5–6,5 млрд тонн. Биомасса суши в 800–1000 раз превышает биомассу Мирового океана. При этом плотность живого вещества в морской воде возрастает к его поверхности, тогда как на суше, начиная с почвенного слоя, уменьшается по высоте. Фауна моря по числу таксонов более разнообразна по сравнению с фауной суши, а для флоры наблюдается обратная зависимость. На суше фитомасса в 1000 раз превышает зоомассу, а в океане её в 30 раз меньше. Если всё существующее в настоящее время живое вещество распределить по поверхности Земли, оно образует плёнку толщиной всего в 5 мм. Однако, суммарная биомасса, которая была произведена на Земле в течение 1 млрд лет, превышает массу земной коры [1]. Поэтому масштабы биосферных процессов сопоставимы с геологическими процессами.
5. Возникновение геосферного, а затем геобиосферного круговоротов веществ сопровождалось накоплением органического вещества и интенсификацией метаболизма с участием широкого круга химических элементов.
6. Живые организмы включают многие химические элементы и обладают избирательной способностью использовать их из внешней среды в соответствии со своими биохимическими и биофизическими функциями. Основу живого вещества составляет углерод, обладающий уникальной способностью создавать бесконечное множество разнообразных, устойчивых и в то же время лабильных химических соединений.
7. Сопряжение в эволюции Земли геосферных и биосферных процессов носит циклический характер. Усложнение и дифференциация экосистем посредством дивергенции и конвергенции на уровне популяций характеризуются скачкообразностью и мультистабильностью.
8. К основным биосферным характеристикам живого вещества в геологической истории Земли могут быть отнесены следующие:
 - высокая скорость и специфичность биохимических процессов в геобиосфере обусловлены особенностями ферментативного катализа,

который, в свою очередь, является результатом эволюционного отбора организмов — создателей и носителей ферментов;

- возникновение двух форм жизни — аэробной и анаэробной определило два основных пути вовлечения основных элементов в геобиосферный круговорот.

5.1.1. Коэволюция двух ветвей геобиосферы

Озера с пресной водой, скрытые в недрах вулканических гор, источники горячих минеральных вод, глубины океана, верхние области атмосферы, поверхность самых вечных снегов — всюду мы находим организованные существа.

Ч. Дарвин

Распределение химических элементов между веществом мантии и земной коры в течение всей истории геосферы свидетельствует о накоплении в земной коре легкоплавких элементов, что является обоснованием идеи **А. П. Виноградова** о «выплавлении» вещества земной коры из мантии. В пользу формирования гидро- и атмосферы Земли в результате выхода на поверхность в ходе дегазации химически связанных или сорбированных летучих элементов, захваченных в небольшом количестве твердой фракцией протопланетного вещества, свидетельствует их масса, которая меньше массы литосферы, а также незначительная распространенность тяжелых благородных газов.

В ходе геоэволюции протовещества дифференцировались на силикатную оболочку и металлическое ядро Fe-Ni-сплава. С достаточной достоверностью установлено, что в гидротермальных источниках при температуре свыше 80 °С возможен abiогенный синтез органических веществ, в результате которого из неорганических соединений (CO и HCN) образуются органические молекулы, в том числе аминокислоты и простейшие липиды. Катализаторами этих реакций служат присутствующие в гидротермальных водах твердые частицы, содержащие Fe и Ni. Этот факт является одним из аргументов в пользу гипотезы, согласно которой жизнь на Земле зародилась в горячих вулканических источниках [2].

В настоящее время содержание сульфидов в составе планетного вещества мало, а потому их роль достаточно второстепенна, однако в земной истории халькофильных элементов роль сульфидов крайне значительна. Следует добавить, что в ходе эволюции геосферы две ветви — силикатная и металлическая-сульфидная развивались геохимически независимо. Убедительной гипотезой, объясняющей фракционирование химических элементов в ходе расслоения силикатной протооболочки Земли на современную мантию, земную кору, гидросферу и атмосферу, является предположение о плавлении и их пространственном разделении в расплавах и остаточных твердых фазах. Этот процесс сопровождался отделением газовой фазы. Таким

образом, в соответствие с физико-химическими особенностями распределения конкретных химических элементов происходит их перераспределение между твердой, жидкой и газовой фазами.

На биологическую эволюцию оказали значительное влияние также следующие геосферные факторы:

1. Наличие 2-х ветвей цикла $\text{CO}_2 - \text{H}_2\text{O}$ — эндо- и экзогенного. Эндогенный цикл определяется двумя процессами: CH_4 , CO_2 и H_2 , выделившись из мантии в зонах образования новой океанической коры, растворяются в морской воде и осаждаются; Mn и Fe образуют в осадочных породах слои, в которых концентрируются остатки тиобактерий. Экзогенный цикл, в свою очередь, формируется вулканическими газами (CH_4 , CO_2 , H_2O), которые, образуясь в зонах наземного вулканизма, поступают в атмосферу, а затем в виде осадков и водотоков реагируют с горными породами и выносятся в океан, где осаждаются на шельфе в виде карбонатов и нерастворимых солей. Мантийные процессы по периодичности делятся на периоды длительностью 150–180 млн лет, связанные с изменением течений в мантии, и периоды длительностью 30–34 млн лет, связанные с вулканической деятельностью и изменением рельефа. Несмотря на то, что содержание CO_2 и H_2O в экзогенном цикле примерно в 5 раз меньше, чем в эндогенном, период экзогенного цикла намного больше периода эндогенного, поэтому оборот общей массы CO_2 и H_2O в обоих циклах сопоставим. Эндо- и экзогенные процессы вызывают изменения в компонентах геосферы и климатические колебания.
2. Взаимосвязь колебаний содержания в атмосфере и гидросфере CO_2 и соответствующее изменение pH в Мировом океане. Снижение содержания CO_2 вызывает рост pH и наоборот. Углекислота, образующаяся в результате усиленной эмиссии CO_2 , меняет значение pH и соотношение ионов углекислой и двууглекислой солей и, как следствие, насыщенность воды углекислым кальцием. Дефицит строительного материала — карбонатных частиц может нарушить карбонатный рециклинг, т. е. структуру вертикальных потоков вещества в Мировом океане.
3. Изменение глобальной солнечной активности и биохимический цикл газового обмена, связанный с процессом фотосинтеза и составляющий по величине порядка 20 % от экзогенного цикла. Периодика изменений во всех подсистемах геобиосферы (прежде всего в гидро-, криосфере и почво-грунтах) в значительной степени связана с климатическими колебаниями (табл. 5.1). Эти колебания, в свою очередь, определяются природными процессами: внутренними (эндо-, экзогенными) и внешними (в частности, положением Земли на гелиоцентрической орбите — циклами Миланковича длительностью от 19 до 100 тыс. лет). В настоящее время к ним добавляются антропогенные воздействия.

Таблица 5.1

Изменения геобиосферы, связанные с климатическими колебаниями [3]

Компонент биосферы	Процессы и изменения в геобиосфере, связанные с климатическими колебаниями
Гидросфера	Изменения в циркуляции, тепло- и массообмене гидросферных потоков, температурном расслоении толщи воды в океане (в психросфере), уровне и площади морей, газовом режиме, интенсивности накопления осадков, образовании газогидратов, климатической зональности
Гляцио-сфера	Изменение площади обширных ледниковых покровов
Тропо-сфера	Изменение прозрачности для разного типа излучений в зависимости от их спектральных характеристик
Литосфера	Изменение изостатических напряжений, интенсивности эрозии, выветривания, перераспределения влажности, почвообразования; смещение ландшафтных и седиментационных зон
Биота	Изменение биоразнообразия и биопродуктивности, миграционных потоков, интенсивности географической дифференциации биоценозов; развитие биотических кризисов

Периодические изменения климата, связанные, в основном, с циклами Миланковича, относятся к относительно коротким периодам. Периодичность ледниковых и межледниковых периодов ведет к изменению структуры биосферы, а именно к периодичности возникновения многолетней гляциосферы, что существенно, поскольку геологические и биотические функции гляциосферы и гидросферы принципиально отличны. Отметим, что в биосферных перестройках связанных с ледниковыми и межледниковыми периодами, крайне существенным в биосферном отношении представляются скорости распространения волн оледенения и таяния. Иными словами, здесь важна не только статика, но и пространственная динамика.

Особенности взаимовлияния климатических изменений и биоты, в отличие от косных элементов биосферы, определяются гомеостазисом, поведенческой и эволюционной гибкостью, устойчивостью экосистем, нивелирующей внешние воздействия. Отсюда нелинейность биотической реакции на интенсивность климатических колебаний. Незначительные климатические колебания могли способствовать значительным биотическим изменениям, которые уже были подготовлены процессом эволюции биосферы — «эффект бабочки». С другой стороны, существенные климатические изменения могли незначительно воздействовать на биотические компоненты (например, оледенение в плейстоцене в целом слабо повлияло на биоту морей и океанов). При этом реакция биоты определялась ее принадлежностью к континентальным или нектинентальным водам и глубиной обитания.

Реакция биоты на климатические колебания определяется, в основном, масштабом и скоростью этих изменений в пространстве и времени (табл. 5.2). Если скорость климатических изменений значительно превышает возможности биотической адаптации, то это влечет за собой повышение вероятности возникновения экологических кризисов. Вместе с тем, в режиме коэволюции развитие биосферы имеет траекторию развития, определяемую внутренними параметрами, но в значительной степени модулируемую внешними геологическими и климатическими факторами. Здесь мы должны вновь обратиться к общим представлениям о нелинейном поведении систем в условиях, далеких от равновесия. Даже при постоянном, но надпороговом давлении внешних факторов, система может реагировать скачкообразным или колебательным режимом поведения. Так, можно думать, что переход от прокариотов к эукариотам и от одноклеточных к многоклеточным организмам вызваны в первую очередь тенденциями «само-совершенствования» биосферы, нежели экзогенными факторами.

Элементное сопряжение геосферного и биосферного круговоротов. Сопряжение геосферных и биосферных круговоротов осуществляется посредством обобществленных потоков энергии, а также химических элементов

Таблица 5.2

Биотические изменения как следствие природных катаклизмов

Геологический период	Биотические изменения как следствие природных катаклизмов
Начало Венда	Достижение критической концентрации кислорода в атмосфере (около 2,4 млрд лет назад) стимулировало появление эукариот и «бурный расцвет» мягкотелых бесскелетных <i>Metazoa</i> . В этом состояло начало быстрого развития многоклеточных организмов
Начало Кембрия	Крупнейшее в истории Земли оледенение, вызвавшее повышение концентраций основных неорганических ионов морской воды (ионной силы), способствовало: формированию типов, классов и семейств основных морских беспозвоночных и формированию физиологически целесообразного морфологического строения морских организмов, обитавших на глубинах от 50 до 100 м (где обеспечивалась освещенность и защита от УФ лучей)
Конец Ордовика	Ледниковый максимум гляциопериода в раннем Палеозое привел к: массовому вымиранию таксонов, перераспределению ареалов и росту биоразнообразия в биоценозах. Кроме того вызванное увеличением площади отражающих поверхностей, изменение альбедо атмосферы Земли привело к формированию озонового слоя и как следствие снижению интенсивности УФ облучения поверхности Земли
Граница Перми и Триаса	Скачкообразное интенсивное потепление (завершение гондванского гляциопериода) связано с самым значительным вымиранием таксонов на протяжении всего Фанерозоя

и соединений. Роль биоценозов в развитии биосферы характеризуется удельной интенсивностью продуцирования биомассы (количество органического вещества, создаваемого в единицу времени на единицу площади). Вследствие интенсивного обмена веществ годовая продукция фитопланктона в наиболее продуктивных водах соизмерима с годовой продукцией лесов, биомасса которых в тысячи раз больше. Продукция луговых степей больше, чем продукция хвойных лесов, хотя их биомасса в 10 раз меньше. Скорость переработки биомассы в биосфере напрямую определяет круговорот веществ в геобиосфере. Как отмечал **В. И. Вернадский**, существует «биогенная миграция атомов», в результате которой практически все элементы из геобиосферы в той или иной степени попадают в организмы. Поэтому обмен химическими элементами между организмами и внешней средой — один из важных компонентов гомеостаза организмов на биохимическом и физиологическом уровнях.

Роль основных элементов и их изотопов в эволюции геобиосферы. Все организмы, преимущественно, содержат O, C, H, N и S — элементы, образующие воду и органические вещества. Кроме того, при испарении воды и окислении органики до CO_2 образуется минеральный остаток — многочисленные зольные элементы. Но этот состав значительно варьирует в зависимости от среды обитания и типов организмов.

Сопоставление содержания основных элементов в организмах суши и океана позволяет выявить определенные корреляции (рис. 5.1 а). Элементный состав по четырем основным элементам в организмах низших и высших животных суши и океана сопоставим, что свидетельствует об их общем происхождении. А преимущественное содержание S в организмах океана объясняется ее литогенным происхождением: поскольку Жизнь зародилась в океане, то и хемосинтез низших организмов, преимущественно обитающих в глубинах этого океана, протекает там же.

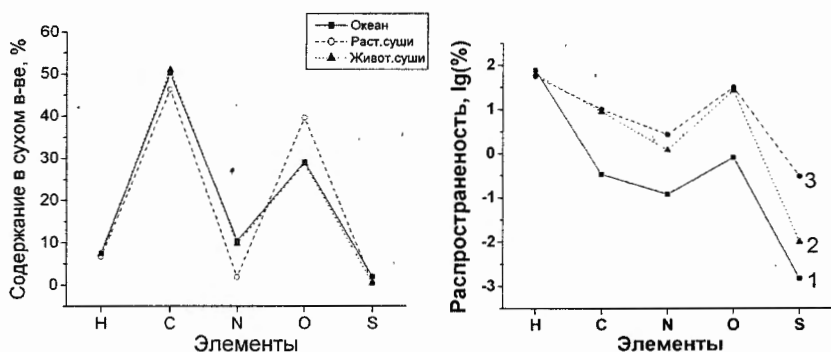


Рис 5.1. Содержание (распространенность) основных химических элементов: а) в биоте суши и океана [по данным 4]; б) 1 — в космосе, 2 — в летучей фракции комет, 3 — в живом веществе Земли (по данным [5])

Обращает на себя внимание следующая закономерность: атомные доли O, C, N и S близки по величине также в летучей фракции комет и живом веществе биосферы (рис. 5.1 б). Относительное соответствие их атомных долей объясняется, с одной стороны, общностью геосферных циклов, а с другой стороны, специализацией всех форм жизни на Земле. Более того, наибольшее совпадение этих значений отмечается для водорода, что подтверждается условиями формирования первичной атмосферы на Земле, состоявшей из H и He, захваченных из межпланетного пространства.

Изотопы основных элементов также сыграли существенную роль в эволюции геобиосферы. Известно, что все стабильные изотопы возникли в результате ядерных реакций, а их пространственное распределение зависит не только от физико-химических свойств изотопов, но и от особенностей их фракционирования в ходе эволюции геобиосферы. На заре эволюции геосферы Земли распространенность изотопов различных элементов отличалась от современного состояния. В те времена присутствовали многие радиоактивные изотопы с относительно большими периодами полураспада, из которых сохранились, но при этом значительно уменьшились по содержанию, только долгоживущие элементы ^{232}Th , ^{235}U и ^{238}U . В настоящее время изотопный состав природных элементов достаточно постоянен в масштабах геологической истории Земли.

На Земле существуют три устойчивых изотопа кислорода — ^{16}O , ^{17}O и ^{18}O , среднее содержание которых составляет соответственно 99,759 %, 0,037 % и 0,204 % от общего числа атомов кислорода на Земле, и четыре радиоактивных — ^{11}O , ^{13}O , ^{14}O (период полураспада 74 сек), ^{15}O (2,1 мин), ^{19}O ($T_{1/2} = 29,4$ сек), ^{20}O (существуют противоречивые данные по периоду полураспада от 10 минут до 150 лет). Значительное преобладание в биосфере наиболее легкого изотопа ^{16}O связано с устойчивой структурой его атомного ядра (содержит 8 протонов и 8 нейтронов). Молекулы воды, содержащие изотоп ^{18}O , меньше испаряются и легче конденсируются, поэтому, например, в водяном паре над поверхностью моря содержание ^{18}O ниже, чем в морской воде. И, наоборот, в конденсации формирующихся в облаках снежных кристаллов с большей вероятностью участвуют молекулы воды, содержащие ^{18}O , благодаря чему содержание ^{18}O в осадках выше, чем в водяном паре, из которого эти осадки формируются. И чем ниже температура формирования осадков, тем больше в них содержится ^{18}O . Поэтому анализ изотопного состава снега и льда позволяет оценить температуру, при которой они формировались на протяжении эволюции Земли, а по количественному составу в этих осадках ^3H и ^{14}C можно датировать возраст льда.

Самый легкий химический элемент — водород имеет три изотопа: ^1H или H (протон + электрон), дейтерий ^2H или D (протон + нейтрон + электрон), тритий ^3H или T (протон + два нейтрона + электрон), с массовыми числами соответственно 1, 2 и 3. Если ^1H и ^2H — стабильные изотопы, то ^3H — β -радиоактивен с периодом полураспада 12,26 лет. Существует

мнение, что гравитационное поле Земли недостаточно сильно для удержания ^1H , в результате чего H улетучивается быстрее более тяжелого D , и, следовательно, в атмосфере и гидросфере происходит накопление D . По своим свойствам сверхтяжелая тритиевая вода отличается от протиевой (легкой) воды больше, чем дейтериевая вода. Всего трития на Земле около 25–30 кг и содержится он в основном в гидросфере (около 20 кг). Но следует учитывать, что его количество в геосфере непрерывно возрастает, поскольку тритий образуется при бомбардировке ядер азота и кислорода, содержащихся в атмосфере, нейтронами космического излучения.

Космические ядра водорода, попадая в атмосферу, при взаимодействии с кислородом образуют воду. В результате каждые сутки в атмосфере, помимо протиевой воды, образуется до 1,5 тонн воды, содержащей изотопы ^2H и ^3H . Поэтому можно утверждать, что основным источником природного трития, дейтерия и радиоактивных изотопов кислорода является атмосфера. Всего существует 36 изотопных разновидностей природной воды, в которой протиевой воды H^{16}O_2 содержится 99,73 %. Изотопное соотношение атомов $^1\text{H}/^2\text{H}$ в континентальных водах составляет 1/4700, а в морской воде — 1/6800. 97 % массы воды содержит и легкие, и тяжелые изотопы H и O (например, в 1 тонне речной воды содержится 15 г тяжелой воды). Изотопное соотношение атомов $^{16}\text{O}/^{17}\text{O}/^{18}\text{O}$ в природных водах составляет 2500/1/5.

Изотопы углерода в геобиосфере представлены, в основном, двумя разновидностями — ^{12}C и ^{13}C , содержание которых в атмосфере равно соответственно 98,93 % и 1,07 %. Известны также 13 радиоактивных изотопов углерода (от ^8C до ^{22}C), наиболее распространенным из которых является ^{14}C (его атомная доля в природном углероде около 10^{-12} , а период полураспада — 5,70 тыс. лет). Изотоп углерода ^{14}C образуется в атмосфере (из атмосферного азота под действием космического излучения) и с меньшей скоростью в земной коре. Следует отметить, что если более легкий изотоп ^{12}C преимущественно находится в атмосфере, то ^{13}C и ^{14}C — в литосфере и донных осадках. Углерод относится к легким элементам, а потому его изотопы, в сравнении с тяжелыми элементами, значительно различаются по массе и, следовательно, по физическим свойствам. Это способствует фракционированию изотопов углерода, которое в природе интенсивно происходит при относительно низких температурах в результате растворения CO_2 в воде, его испарения, кристаллизации и т. д., а степень фракционирования зависит от биохимических механизмов связывания углерода. Так, большинство растений интенсивно накапливают ^{12}C (относительное содержание ^{12}C в их составе на 15–25 % выше, чем в атмосфере), а содержание ^{12}C в злаковых растениях, характерных для степных ландшафтов, отклоняется от атмосферного лишь на 3–8 %.

В природе существуют два стабильных изотопа азота — ^{14}N и ^{15}N , широко представленные в геобиосфере. Данные о количественном содержании нитратов (NO_3^-) в ледниках отражают цикличность солнечной активности. Молекулы нитратов образуются из NO в верхних слоях атмо-

сферы под воздействием ионизирующей космической радиации в результате окисления преимущественно N_2O , поступающего в атмосферу из почвы, азотных удобрений и продуктов сгорания топлива. По всей вероятности, в круговороте азота происходит фракционирование его изотопов, однако данные на этот счет противоречивы.

Первые данные по изотопному составу серы сульфидных руд, полученные с помощью станций «Мир-1» и «Мир-2» в 90-х гг. XX в., показали существенное обогащение входящей в их состав серы тяжелым изотопом ^{34}S . Существует гипотеза, согласно которой при образовании донных осадков в холодной морской воде сульфатные минералы (гипс, ангидрит и др.) накапливают тяжелые изотопы серы. Установлено, что диапазоны значений концентрации ^{34}S в современных полиметаллических гидротермальных сульфидных рудах в океане практически совпадают со значениями концентрации ^{34}S в древних полиметаллических залежах континентов. В ходе эволюции содержание основных химических элементов и их изотопов сопряженно изменялось в гео- и биосфере. История геобиосферы состоит из чередований жарких и холодных периодов: в соответствие с эффектом Соре более тяжелые изотопы концентрируются в более холодной зоне. В этом мы видим проявление самого общего эффекта фракционирования, связанного с термодиффузией.

Анализ пузырьков воздуха, вмороженных во льды Антарктиды, за последние 420 тыс. лет (по материалам станции «Восток») показывает, что содержание парниковых газов CO_2 , CH_4 , а также температура атмосферы испытывали неоднократные синхронные колебания, из которых наиболее значительные соответствуют циклам Миланковича. Современная атмосфера содержит 360 ppm (миллионная доля, единица измерения концентрации) CO_2 (или 0,036 %), что является максимумом за последние 500 тыс. лет. Однако даже при отсутствии антропогенного фактора, согласно расчетам, эта концентрация CO_2 составляла бы порядка 280 ppm, т. е. как до начала широкомасштабного сжигания ископаемого топлива. Однако это далеко не первый пик в истории Земли. Так, около 300 млн лет назад на смену холодному периоду, длившемуся почти 500 тыс. лет, пришло глобальное потепление, сопряженное с резким возрастанием содержания в атмосфере CO_2 — от 250 ppm до 1000 ppm, а затем и до 3000 ppm.

Известно, что, во-первых, метан — гораздо более «эффективный» парниковый газ, чем двуокись углерода, а во-вторых, за время индустриальной эпохи его содержание в атмосфере увеличилось почти в 3 раза. Метан образуется, прежде всего, в результате деятельности бактерий-метаногенов, представителей древней группы археобактерий, участвующих в разложении органического вещества в анаэробных условиях. Поэтому основные его источники — болота, мусорные свалки, рисовые поля, кишечник жвачных животных и кишечник термитов. Значительная часть CH_4 также выделяется на дне океана через трещины земной коры, при сжигании лесов и при разработках горных пород. Лишь недавно было выяснено,

что всем известные высшие растения служат важным источником метана в атмосфере. Растения лесов и саванн из-за особенностей фотосинтеза заметно отличаются друг от друга по соотношению изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, и такие же различия обнаружались в выделяемом ими метане. Зеленые растения синтезируют метан без участия микробов, а сам процесс растительного метаногенеза радикально отличается от археобактериального. Показано, что растения синтезируют метан не из ацетата как многие археобактерии-метаногены. Возможно, источниками растительного метана служат метоксильные группы ($-\text{OCH}_3$) обычных растительных углеводов — пектина и лигнина. В целом, растения выделяют 60-240 млн тонн CH_4 в год (причем основной вклад вносят тропические леса и саванны), и 0,5-7 млн тонн образуется из опавших листьев. В сумме это составляет 10-30 % от общего поступления CH_4 в атмосферу, включая антропогенные источники [7].

О периодах оледенения позволяет судить и относительное содержание тяжелого изотопа кислорода ^{18}O в донных морских отложениях. Суть фракционирования изотопов состоит в следующем: вода с поверхности океана испаряется, затем конденсируется и снова выпадает в виде осадков. При этом молекулы воды, содержащие изотоп ^{18}O , возвращаются в Мировой океан быстрее, чем содержащие легкий ^{16}O , и эти «легкие» молекулы циклонами уносятся на континенты, в результате чего снег всегда обеднен изотопом ^{18}O (изотопный состав дождевой воды также оказывается отличным от состава морской воды в том же направлении и по той же причине). И по мере увеличения осадков и массы ледников, формируемых этими снежными осадками, происходит обогащение морской воды более тяжелым изотопом ^{18}O . Оценивая в разных слоях льда относительное содержание дейтерия, можно проследить динамику температуры воздуха: при конденсации атмосферного водяного пара по мере снижения температуры сначала выпадают осадки с молекулами воды, содержащими дейтерий, а при дальнейшем охлаждении — и с протием.

Изотопный состав морской воды, в свою очередь, отражает состав известковых панцирей мелких планктонных организмов — кокколитофорид и фораминифер, которые, отмирая, участвуют в формировании донных отложений. Известно, что при фотосинтезе растения (особенно C_3 -растения) в первую очередь используют молекулы CO_2 с изотопом ^{12}C , а в образующемся биогенным образом известняке откладываются изотопы углерода ^{12}C и ^{13}C , причем в той же пропорции, что и в почвенном воздухе. В этот же известняк включаются два стабильных изотопа кислорода — ^{16}O и ^{18}O , причем в том соотношении, в котором эти изотопы находятся в морской воде [8]. Кроме того, анализ ископаемых остатков растений показал смену доминирующих форм в зависимости от температуры атмосферы и содержания CO_2 : рост температуры, как логично было бы предположить, активизировал распространение засухоустойчивых растений.

Человек как последнее звено в цепи биосферной эволюции четвертичного этапа заведомо представляет интерес с точки зрения изотопного

состава основных элементов его организма. Из данных табл. 5.3 видно, что на долю тяжелых изотопов в нашем организме приходится всего лишь 0,45 % (по массовой доле).

Предельно упрощая ситуацию, можно сказать, что более легкие изотопы «вымываются» в неживой природе из более косной, неподвижной части её более динамичную область. В принципе это напоминает в более общем виде закон Соре, когда в более холодной части системы в большей степени концентрируются более тяжелые частицы из смеси, тогда как легкие частицы в большей степени представлены в более нагретой части системы. Закон Соре линейным образом связывает сопряженные потоки теплоты и вещества в открытых термодинамических системах. В этом отношении можно считать, что животные и человек как консументы второго порядка более, чем микроорганизмы и растения, удалены от состояния равновесия. Вследствие этого в них концентрируется легкая изотопная фракция. Однако здесь уже не приходится говорить о простых линейных соотношениях: нелинейные закономерности существенно усиливают эффекты фракционирования.

В этом, на наш взгляд, вновь проявляется важная биологическая закономерность, сформулированная в самом общем виде в филогенетическом законе Геккеля — онтогенез воспроизводит филогенез. Определенная несимметрия, отмечаемая в данном случае, напоминает ситуацию с двумя фундаментальными биологическими асимметриями (клеточной — ионной и молекулярной — хиральной), которые, возникнув в неравновесных абиогенных системах, перешли в живую природу.

Элементный состав организмов суши и моря. К наиболее распространенным элементам в организмах (по мере убывания содержания), помимо H, C, O и N, относятся Ca, K, Mg, S, P, Cl, Na и Si. На графике (рис. 5.2) видно, что элементный состав животных моря и суши коррелирует, а по мере роста атомной массы элементов, их содержание в средах снижается. При этом океанические формы биоты содержат больше воды — около 80 % (в планктоне слабосвязанной H₂O содержится порядка 99 %), в то время, как стволы высших растений суши — порядка 60 %. Биота океанов содержит больше N, S и зольных элементов, особенно Na, Mg, Cl и S (40–50 % сухой биомассы) [5].

Таблица 5.3

Массовые доли основных элементов и их изотопов в организме человека, %

Элемент	O			C		H		N	
Всего	60,96			23,08		10,00		2,63	
Из них	¹⁶ O	¹⁷ O	¹⁸ O	¹² C	¹³ C	¹ H	² H	¹⁴ N	¹⁵ N
	99,73	0,04	0,23	98,78	1,21	99,97	0,03	98,48	1,52

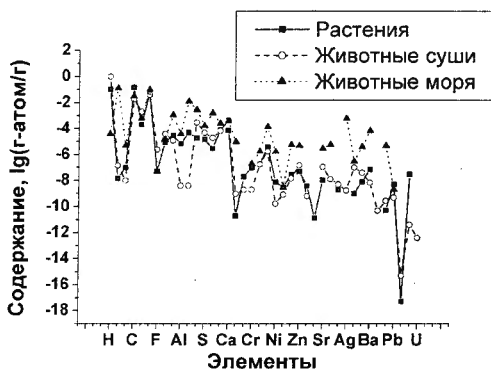


Рис. 5.2. Содержание химических элементов в организмах суши и моря (по данным [9])

Относительно некоторой части легких элементов, близких по содержанию в организмах суши и моря, можно с определенностью сказать, что сходство определяется одинаковым элементным составом основных биомолекул и биомакромолекул. Это же касается и физиологически важных металлов, относящихся к макроэлементам. Относительно более тяжелых элементов следует сказать, что они специфически привязаны к определенным ферментам, характерным для разных видов организмов. Или же они просто неспецифически адсорбируются на клеточных структурах.

Проблема формирования и эволюции элементного состава океанических вод является для нас одной из наиболее значимых, поскольку Жизнь вышла из океана. Долгое время связь между распространенностью элементов и их содержанием в океане считалась линейной. Основное внимание было сосредоточено на зависимости между содержанием элементов в океане и их физико-химическими свойствами, причем в условиях термодинамического равновесия, хотя очевидно, что многие процессы в этой сложной, открытой и термодинамически неравновесной системе являются нелинейными.

Выявлены и изучены три основных типа распределения и перераспределения элементов в Мировом океане (см. табл. 5.4):

1. Консервативный — элементы с равнозначной и постоянной во времени и пространстве концентрацией (отнесенной к общей солености).
2. Биогенный — содержание элементов в поверхностных водах уменьшается в результате их вовлечения в геобиосферный круговорот.
3. Литогенный (аэрогенный) — тип распределения концентраций элементов, при котором они, попадая в океан с речными стоками и эоловым материалом, практически полностью выводятся в осадок.

Анализ таблицы позволяет заключить, что основным типом распределения является биогенный (Б — 49, К — 27, А — 6). Это свидетельствует

Типы распределения элементов и концентрация растворенных форм [по данным 5]

Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм				Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм			
	К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г		К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г
H	+	(1)	(2)	0,003 (H ₂)	60 000	—	—	Sr	+			7,7·10 ³	300	500	300
He	+	(1)	(1)	0,0076	—	—	—	Y		+		0,013	4	—	15
Li	+			180	40	—	20	Zr		+		0,03	5	—	50
Be		+		0,0002	0,4	—	1	Nb				0,005	0,1	—	—
B	+			4,5·10 ³	50	—	—	Mo	+			10	1	—	10
C		(2)	(1)	28·10 ³ — C _{орг} (А), 15·10 ³ — C _{мин} (Б)	400 000	200 000	200 000	Ag		+		0,003	0,4	2	4
N	(2)	(1)		500 16,5·10 ³	80 000	25 000	24 000	Cd		+		0,08	3	10	6
O			+	10·10 ³	350 000	—	—	Sn			+	0,001	7	—	5
F	+			1,3·10 ³	10	—	—	Sb	(1)	(2)		0,15	0,1	40	5
Ne	(1)	(2)		0,16	—	—	—	I		+		50	50	300	150
Na	+			10 800·10 ³	35 000	—	40 000	Xe		+		0,04	—	—	—

Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм				Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм			
	К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г		К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г
Mg	+			1 293·10 ³	8 000	10 000	5 000	Cs		+		0,3	0,04	5	2
Al			+	0,5	100	20 000	6 000	Ba		+		10	100	200	400
Si		+		2,8·10 ³	60 000	–	45 000	La		+		0,005	0,8	30	1,2
P		+		70	9 000	–	2 500	Ce		+		0,002	1,2	200	2,5
S		+		904·10 ³	5 500	–	400	Pr		+		0,0006	0,15	–	0,31
Cl		+		19 360·10 ³	55 000	–	–	Nd		+		0,003	0,7	–	1,6
Ar	+(1)	+(2)		600	–	–	–	Sm		+		0,0005	0,07	–	0,4
K	+			400·10 ³	10 000	–	8 000	Eu		+		0,0001	0,02	1	0,06
Ca	+			415·10 ³	15 000	150 000	40 000	Gd		+		0,0007	0,2	–	0,4
Sc		+		0,0007	0,2	5	40 000	Tb		+		0,0001	0,3	–	–
Ti		+		1,0	50	1 500	200	Dy		+		0,0008	0,15	–	0,4
V		+		1,5	4	100	50	Ho		+		0,00025	0,03	–	0,5
Cr		+		0,25	10	40	100	Er		+		0,0008	0,09	–	0,2
Mn		+(2)	+(1)	0,03	10	1 000	200	Tm		+		0,0002	0,015	–	–

Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм				Элемент	Основной тип распределения в среде			Концентрация растворенных форм			
	К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г		К	Б	Л	в воде, мкг/л	планктон, мкг/г	пеллеты, мкг/г	взвесь, мкг/г
Fe		+		0,05	800	20 000	8 000	Yb		+		0,0007	0,07	—	0,08
Co			+	0,002	1,5	10	5	Lu		+		0,00015	0,015	—	0,02
Ni		+		0,4	10	20	70	Th		+		0,0005	0,1	—	0,3
Cu		+		0,1	40	400	300	U	+			3,2			
Zn		+		0,4	300	1 000	600	Hf				0,0003	(0,1)		
Ga		+		0,02	0,2	—	5	Ta				0,0002	(0,3)	—	0,4
Ge		+		0,005	0,03	—	6	W	+			0,01	(0,5)	—	—
As		+		1,5	10	—	—	Re	+			0,0004	(0,005)	—	—
Se		+		0,01	4	5	8	Hg		+		0,002	0,2	0,3	5
Br	+			67·10 ³	500	—	35	Tl	+			0,01	(0,1)	—	3
Kr	+(1)	+(2)		0,3	—	—	—	Pb			+	0,002	20	30	200
Rb	+			120	3	—	50								

Примечание. К — консервативный, Б — биогенный, Л — литогенный типы распределения; (1) и (2) — основной и вторичный типы распределения элемента в среде.

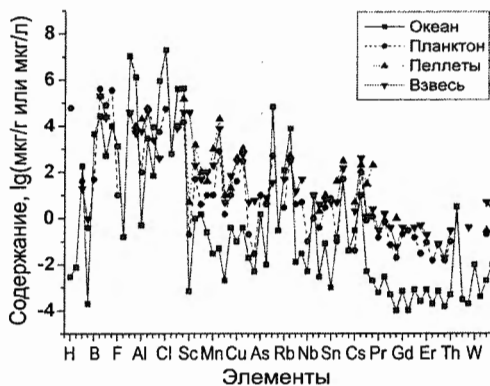


Рис. 5.3. Концентрации растворенных форм элементов в Мировом океане (по данным [10])

о правомочности разработанной **В. И. Вернадским** концепции «встречно-го» формирования биотой окружающей среды (создания для себя комфортной среды обитания) как одного из действенных путей адаптации биосферы в ходе ее эволюции [11]. Ход кривых концентрации растворенных форм элементов в Мировом океане (рис. 5.3) для моря, планктона, пеллет и взвесей демонстрирует эту корреляцию. Вместе с тем, масса морской биоты относительно невелика, и по этой причине неспособна ассимилировать в значительных количествах основные растворенные в океане элементы.

Элементный состав фитомассы континентов в значительной степени определяет состав живого вещества биосферы, поскольку масса живого вещества Мирового океана в несколько сотен раз меньше массы живого вещества континентов, а масса животных суши в 100 раз меньше континентальной фитомассы. В сырой биомассе континентов содержится 60 % воды, 38 % органического вещества и 2 % зольных веществ, а в сухой биомассе — 95 % органики и 5 % зольных веществ. При этом в органическом веществе фитомассы суши содержится порядка 60 % углеводов, 30 % лигнина и 5 % липидов и белков (см. табл. 5.5).

Рассеянные элементы. Рассеянные элементы играют особую роль в биологическом круговороте ввиду их повсеместной распространенности, активности в формировании различных соединений и, следовательно, способности к активированию и ингибированию биологических и биосферных процессов.

Следует отметить, что в водах суши рассеянные элементы преимущественно включены во взвеси, а в морской воде — непосредственно растворены в самой воде. Даже такие слабо растворимые элементы, как Pb, Sc, Ti, Cr в океанах представлены преимущественно в виде растворов. Таким образом, основная масса рассеянных элементов, вовлекаемых в водную миграцию,

Таблица 5.5

Усредненный состав органического вещества растительности суши
(после исключения зольных элементов) [5]

Основные компоненты биомассы растительности суши	Химический элемент, массовая доля в %			
	С	Н	О	N
Биомасса суши	48–54	6–7	37–41	2,0–2,8
Углеводы	40	7	50	1,5
Лигнин	62	6	30	1,0
Липиды	70	10	18	0,5
Белки	50	7	23	16,0

связана со взвешьями, в которых эти элементы находятся преимущественно в виде комплексных соединений, что в значительной мере определяет их химическую устойчивость (рис. 5.4). При этом пространственное распределение рассеянных элементов, поступающих с речными стоками, также неоднородно: значительная их часть «улавливается» прибрежными океаническими водами, а другая часть поступает в океаны [12].

Как известно, гидросфера Земли включает Мировой океан, речные и подземные воды, и различие в их элементном составе объясняется в первую очередь различием их генезиса. Подземные воды в большой степени отражают химический состав тех пород и почв, в которых они образуются. Частично и с разной скоростью эти воды попадают в речные стоки. Элементный состав речного стока формируется веществами земной поверхности (горные породы, почвы, осадочные породы континентов и т. д.).

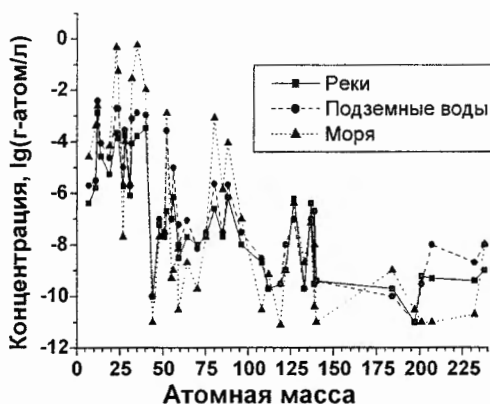


Рис. 5.4. Усредненные концентрации рассеянных элементов в природных водах (по данным [5])

А химический состав океанических вод — речным стоком, растворенными веществами морского дна и шельфа, продуктами вулканической деятельности. Круговорот воды в гидросфере на стадии переноса из Мирового океана на континенты осуществляется двумя основными путями. Испаряющаяся вода выпадает в виде осадков — дождя и снега. А растворенные в океане соли и органические вещества с участием водных аэрозолей, формирующихся при ветровых сносах с водной поверхности, переносятся на значительные межконтинентальные расстояния. Очевидно, что основная масса растворенных веществ попадает в океанические воды с речными стоками. Благодаря глобальному круговороту веществ, все три компонента гидросферы взаимозависимы, а основные потоки определяются биотическим компонентом геобиосферы.

Главная, уникальная бифуркация, случившаяся на Земле примерно через 800 млн лет с момента её формирования, связана с появлением Жизни. Последовавшие три с лишним миллиарда лет её дальнейшего развития состояли в коэволюции живой и неживой природы. В принципе, могло случиться и так, что Земля осталась бы безжизненной, подобно множеству известных планет. Тогда бы диссипативный путь развития её геосферы пошел совершенно иным путем. В силу физических законов живые организмы не могут трансформировать отдельные элементы таблицы Менделеева, но могут их концентрировать и перемещать. Поэтому даже элементный и изотопный состав земной поверхности сходной «виртуальной» неживой планеты, не говоря о молекулярном, был бы иным, так как иными были бы круговороты вещества в геосфере и отток их в космос (на осаждение космической пыли на поверхность Земли биосфера, по всей видимости, существенно повлиять не может).

5.1.2. Фотосинтез в эволюции геобиосферы

Первый ученый... разработывал проект извлечения из огурцов солнечных лучей, которые предполагал заключить в герметически закупоренные склянки, чтобы затем пользоваться ими для согревания воздуха в случае холодного и дождливого лета.

Джонатан Свифт

Первое количественное исследование механизма роста растений провел в XVII в. фламандский аристократ **Я. Б. Ван Гельмонт**. Поливая в течение нескольких лет дерево, он сравнил его вес в начале эксперимента и в конце. Оказалось, что дерево «поправилось» на 74 кг, а вес почвы при этом уменьшился примерно на 100 грамм. Гельмонт сделал вывод: дополнительный вес получен из воды. И только через два века появились данные о том, что углерод дерева образуется в результате превращений атмо-

сферного углекислого газа, и еще один век потребовался для понимания молекулярного механизма фотосинтеза. **Джозеф Пристли** в 70–80-х гг. XVIII в. обратил внимание на выделение горячей в замкнутом пространстве свечой газа, в котором животные задыхались, а растения его «исправляли». Им был сделан вывод о выделении растениями газа, впоследствии названного кислородом, необходимого для дыхания и горения. Это произошло менее чем через полвека, когда Свифт насмешничал над «тощим человеком с закопченным лицом».

Пристли называли королем случайных открытий. Он был пастором в Лидсе, жил поблизости от пивоварни и его заинтересовал «воздух», поднимающийся от бродящей барды. Он смог установить, что газ, выделяемый при брожении, препятствует горению, и заметил, что газ собирается у земли — он тяжелее воздуха. Этот газ позже будет идентифицирован как диоксид углерода. Когда «тяжелый газ» был растворен в воде, оказалось, что вода приобрела приятный и резкий вкус. Так он изобрел газированные напитки! В 1772 г. Пристли поместил побег зеленого растения в специальный контейнер, затем поставил в него зажженную свечу и загерметизировал контейнер. Свеча сгорела полностью. Позже Пристли посадил в него мышь, и она осталась жива, после того как догорела свеча. Он стал первым, кто доказал, что зеленые растения забирают из воздуха углекислый газ и выделяют кислород. Им был получен и другой газ — закись азота. Мы обязаны Пристли открытием веселящего газа — первого анестетика, применявшегося при хирургических операциях. В 1774 г. Пристли поместил оксид ртути в эту камеру для экспериментов. Проводя опыты с полученным при нагревании газом, он увидел, что свеча разгорается в нем, тогда как все ранее полученные им газы препятствовали горению. Пристли открыл то, что позже назовут кислородом. За открытие газировки Пристли был принят во французскую Академию наук в 1772 г. и получил медаль Королевского общества в 1773 г. Но не за открытие фотосинтеза!

Позже было установлено, что помимо выделения кислорода растения поглощают углекислый газ и при участии воды синтезируют на свету органическое вещество. В 1842 г. **Р. Майер** связал закон сохранения энергии и преобразование растениями энергии солнечного света в энергию химических связей, а в 1877 г. **В. Пфэффер** назвал этот процесс фотосинтезом. Хлорофиллы были впервые выделены **П. Ж. Пельтье** и **Ж. Кавенту** (1818), а **К. А. Тимирязеву** удалось выявить корреляцию между интенсивностью фотосинтеза и спектром падающего света. В 1905 г. **Фр. Блэкман** установил основные процессы фотосинтеза: один из них в значительной степени зависит от уровня освещенности, но не от температуры, а второй определяется температурой независимо от уровня света. Это озарение легло в основу современных представлений о фотосинтезе. В 1954–1958 гг. **Д. Арнон** установил механизм световых стадий фотосинтеза, а сущность

процесса ассимиляции CO_2 была раскрыта **М. Кальвином** с использованием изотопов углерода (за эту работу в 1961 г. ему была присуждена Нобелевская премия). Позже было установлено, что помимо выделения кислорода растения поглощают углекислый газ и при участии воды синтезируют на свету органическое вещество.

Фотосинтез — это процесс образования органического вещества из углекислого газа и воды на свету при участии фотосинтетических пигментов (хлорофилл у растений, бактериохлорофилл и бактериородопсин у бактерий). В современной физиологии растений под фотосинтезом чаще понимается фотоавтотрофная функция — совокупность процессов поглощения, превращения и использования энергии квантов света в различных *эндэргонических реакциях*, в том числе превращения углекислого газа в органические вещества. Существенно, что спонтанно в живой клетке могут происходить только экзэргонические реакции, сопровождающиеся снижением содержания в ней свободной энергии, т. е. для синтеза нового клеточного материала отдельные синтетические реакции должны быть сопряжены с реакциями, в результате которых высвобождается энергия, требующаяся для этого синтеза.

5.1.2.1. Фотосинтезирующие организмы

На Земле фотосинтез — один из базовых процессов жизни. С одной стороны, в результате фотосинтеза атмосфера получает кислород, а с другой стороны, это один из важных факторов, влияющих на количество и спектры поглощенного и отраженного Землей солнечного света. Именно в процессе фотосинтеза осуществляется синтез нового органического материала, по одной из гипотез, определивший существование таких видов ископаемого топлива, как уголь, нефть и природный газ. Спектр адаптационных возможностей фотосинтезирующих организмов огромен — многие из них способны существовать и при повышенной температуре, и в среде метана, и в гидротермальных источниках мирового океана (табл. 5.6).

В глобальном круговороте углерода и кислорода участвуют представители всех 3-х ветвей организмов — археи, бактерии и эукариоты.

Археи не способны производить сложные гидролитические ферменты, поэтому в большинстве могут усваивать лишь простейшие органические вещества (по типу питания большая часть архей — хемоавтотрофы). Их фотосинтез — бесхлорофилльный, а фотосинтетическим пигментом является бактериородопсин — форма белка, присутствующая только у галоформ. Кроме того, для фотосинтеза архей характерно отсутствие электрон-транспортной цепи, место которой занимают бактериородопсиновая протонная помпа — самый примитивный способ генерации электрохимического градиента, и галородопсиновая помпа (у галоформ), которая под

Таблица 5.6

Эволюция фотосинтеза на Земле

Годы	Этапы эволюции фотосинтеза
3,4 млрд лет назад	Первые фотосинтезирующие бактерии: использовали не область видимого света, а ближний ИК; производили не кислород, а серу и/или ее соединения; их пигменты (возможно, бактериохлорофиллы) — предшественники хлорофилла
2,7 млрд лет	Цианобактерии — первые производители кислорода: поглощают видимый свет, используя смесь пигментов (фикобилипротеины, ксантофиллы, каротины, хлорофиллы)
1,2 млрд лет	Красные и бурые водоросли: клеточные структуры более сложные, чем у бактерий; содержат фикобилин и различные виды хлорофиллов
0,75 млрд лет	Зеленые водоросли: более приспособлены к яркому свету на мелководье, чем красные и бурые водоросли; отсутствуют фикобилипротеины
0,425 млрд лет	Первые растения на суше, произошедшие от зеленых водорослей мхи и печеночники: их высоту лимитировало отсутствие сосудистой системы (стеблей и корней), осуществляющей получение и подачу воды из почвы
0,423 млрд лет	Сосудистые растения — папоротники, травы, кустарники, деревья: способны достигать большой высоты, что позволяет получать больше солнечного света

действием света закачивает ионы хлора в клетку (при этом также генерируется электрохимический градиент, который может быть использован для синтеза АТФ). Археи-экстремофилы обладают термостабильными белками, более устойчивыми к действию высоких температур, особым строением мембраны, а также другими характерными адаптационными особенностями строения. Поэтому археи часто обитают в недоступных другим формам жизни условиях. И спектр этих условий очень широк: термофилы способны жить при высоких температурах (до +113 °С), а психрофилы — при сравнительно низких (от -10 до +15 °С); ацидофилы — в кислых средах (рН = 1–5), а алкалофилы, — в щелочных (рН = 9–11); барофилы — при давлении до 700 атмосфер; галофилы — в соляных растворах с содержанием NaCl порядка 25–30 %; ксерофилы — при минимальном уровне влаги. Кроме того, только археи обладают комплексом ферментов для осуществления метаногенеза.

Одними из древнейших бактерий являются цианобактерии, благодаря которым в атмосфере начал накапливаться кислород, который около 2 млрд лет назад достиг концентраций, достаточных для формирования жизни организмов на основе аэробного дыхания. Это изменило структурный состав бактерий — анаэробные формы либо вымирали, либо уходили в локальные бескислородные зоны, что значительно сократило их видовое

разнообразие. Современные цианобактерии живут в сообществах с микроорганизмами, способными активно поглощать кислород, причем скорости выделения и потребления кислорода в таких сообществах жестко координируются. Это позволяет считать, что поверхностный миллиметровый слой цианобактериальных матов с высоким содержанием высокомолекулярных углеводов и кислорода мог быть «колыбелью», в которой в течение длительной коэволюции зародились сначала сообщества гетеротрофных (аэробных и анаэробных) прокариот, а затем и первые эукариоты [13]. Таким предком эукариот могло быть симбиотическое сообщество прокариотических организмов:

- анаэробных гетеротрофов, относящихся к археобактериям, получавшим энергию путем бескислородного сбраживания углеводов (гликолиза);
- аэробных гетеротрофов — зубактерий, получавших энергию за счет кислородного окисления низкомолекулярных углеводов — конечных продуктов энергетического обмена анаэробных гетеротрофов;
- анаэробных автотрофов — фотосинтетиков (цианобактерий), обеспечивавших анаэробных гетеротрофов высокомолекулярными углеводами, а аэробных гетеротрофов — кислородом.

Достоинства данного симбиоза таковы: цианобактерии и археобактерии получили возможность избавиться от излишков токсичного для них кислорода и конечных продуктов бескислородного энергетического обмена; археобактерии и аэробные зубактерии — необходимую для питания органику, а аэробные зубактерии — кислород как основной окислитель, позволяющий с высокой эффективностью утилизировать органические соединения.

В атмосфере архея кислорода почти не было, однако в поверхностном слое цианобактериальных матов, которые к тому времени широко распространились, концентрация кислорода была уже достаточна для функционирования аэробных организмов. Кислород — побочный продукт фотосинтеза — был изначально токсичен для цианобактерий, поэтому в ходе эволюции они выработали ряд способов биохимической защиты от него, и одним из таких способов могло стать аэробное дыхание. Важнейшая часть механизма клеточного дыхания — цепь переноса электронов — сформировалась из более простых фотосинтезирующих ферментных систем.

В зависимости от используемого источника энергии, организмы делятся на *фототрофов* (источник энергии — свет) и *хемотрофов* (источник энергии — окислительно-восстановительные реакции). Фотогетеротрофные бактерии (например, пурпурные несерные) используют световую энергию для получения водорода из органических веществ (в частности изопропанола) и газообразного водорода. Если основным источником энергии в клетке является хемосинтез, бактерии относятся к хемогетеротрофам или хемоавтотрофам, в зависимости от того, какие молекулы служат главным источником углерода — органические или неорганические.

У хемогетеротрофов органика дает как энергию, так и углерод. Например, хемоавтотрофы получают энергию при окислении неорганических веществ, например водорода до воды ($2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O}$), железа (Fe^{2+} окисляется до Fe^{3+}) или серы ($2\text{S} + 3\text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O} = 2\text{SO}_4^{2-} + 4\text{H}^+$), а углерода — до CO_2 .

Хемосинтез (способ автотрофного питания, при котором источником энергии для синтеза органических веществ из CO_2 служат реакции окисления неорганических соединений) как вариант получения энергии используется только бактериями и археями. (Явление хемосинтеза было открыто в 1887 г. С. Н. Виноградским.) Выделяющаяся в ходе этих реакций энергия не может быть непосредственно использована организмами в процессах ассимиляции: на первом этапе энергия переводится в энергию макроэргических связей АТФ и только на втором этапе — тратится на синтез органических соединений. К хемолитоавтотрофным организмам относятся [14]:

- железобактерии (окисляют двухвалентное железо до трёхвалентного);
- серобактерии (окисляют сероводород до молекулярной серы и солей серной кислоты); нитрифицирующие бактерии и метаногенные археи (окисляют аммиак, образующийся в процессе гниения органических веществ, до азотистой и азотной кислот);
- тионовые бактерии (окисляют тиосульфаты, сульфиты, сульфиды и молекулярную серу до серной кислоты и, в отличие от серобактерий, не откладывают внутриклеточной серы);
- водородные бактерии (способны окислять молекулярный водород).

Роль хемосинтетиков в биосфере очень велика, поскольку они являются звеном природного круговорота важнейших элементов — серы, азота, железа и др. — и потребителями ядовитых веществ: аммиака и сероводорода. По современным оценкам, биомасса архей, плотно заполняющих эконишу на глубине до 1000–1600 м и под дном Мирового океана, значительно превышает биомассу всех океанических организмов: бентоса, планктона и нектона, а их суммарная биомасса (10^{14} т) превышает биомассу всех остальных форм жизни ($2,4 \times 10^{12}$ т). Несмотря на очень малые размеры бактерий (0,5–5 мкм), их суммарная биомасса составляет 350–550 млрд тонн, в ней запасено 60–90 % углерода фитомассы, а запас азота и фосфора существенно превосходит запас этих элементов в фитомассе Земли. В то же время для бактерий характерны короткий жизненный цикл и высокая скорость обновления биомассы. Вследствие этого вклад архей и бактерий в функционирование основных биогеохимических циклов грандиозен.

У эукариот в ходе эволюции развились два способа существования: хемоорганогетеротрофия и фотолитоавтотрофия. Животные и грибы получают энергию в результате субстратного и окислительного фосфорилирования, а высшие растения — за счет функционирования всех механизмов фосфорилирования: фотосинтетического, субстратного и окислительного, причем доминирующим являются фотосинтетическое фосфорилирование

и сопряженный с ним фотолитоавтотрофный тип метаболизма. Реакции, связанные с затратой энергии, реализуются через специальные макроэргические соединения. Например, у бактерий это нуклеозидтрифосфаты, ацилфосфаты и ацилтиоэферы, среди которых для энергетического метаболизма наиболее важен АТФ.

Таким образом, в процессе эволюции биосферы сформировалось два основных типа фотосинтеза: бесхлорофильный и хлорофильный фотосинтез, который включает аноксигенный фотосинтез (осуществляется пурпурными и зелёными бактериями, а также геликобактериями) и кислородный тип

Таблица 5.7

Типы «конструктивного» и «энергетического» метаболизма в процессе фото- и хемосинтеза в биосфере

Источники энергии	Доноры электронов	Источник углерода	Организмы по типу питания	Организмы по систематическим признакам
Окислительно-восстановительные реакции	Неорганические соединения: NH_3 , H_2S , H_2 , Fe^{2+} и др.	Углекислый газ	Хемолитоавтотрофы	Метанообразующие археи, водородные, нитрифицирующие, тионовые бактерии и железобактерии
		Органические соединения	Хемолитогетеротрофы	Факультативные метилотрофы
	Органические соединения	Углекислый газ	Хемоорганавтотрофы	Большинство прокариот, эукариоты: животные, грибы, человек
		Органические соединения	Хемоорганогетеротрофы	Метанообразующие археи и бактерии, водородные бактерии
Свет	Неорганические соединения: H_2O , H_2S , S и др.	Углекислый газ	Фотолитоавтотрофы	Бактерии: цианобактерии, пурпурные, зелёные бактерии, эукариоты: растения
		Органические соединения	Фотолитогетеротрофы	Некоторые цианобактерии, пурпурные, зелёные бактерии
	Органические соединения	Углекислый газ	Фотоорганавтотрофы	Некоторые пурпурные и зелёные бактерии
		Органические вещества	Фотоорганогетеротрофы	Галобактерии, некоторые цианобактерии, пурпурные и некоторые зелёные бактерии

(осуществляется растениями, цианобактериями и прохлорофитами — бактериями, отличающимися от цианобактерий составом фотосинтетических пигментов — отсутствием фикобиблипротенинов и наличием хлорофилла). Предположительно они являются предшественниками эукариотных зеленых водорослей, а возможно, и хлоропластов. В качестве итога приведена табл. 5.7.

5.1.2.2. Фотосинтез¹

Трансформация энергии в хлоропластах — энергопреобразующих органеллах растительной клетки.

Образующиеся при фотосинтезе углеводы (сахара) используются как источник энергии и строительный материал для синтеза различных органических соединений у растений и животных. У высших растений процессы фотосинтеза протекают в хлоропластах — специализированных энергопреобразующих органеллах растительной клетки (рис. 5.5).

Под двойной оболочкой хлоропласта, состоящей из наружной и внутренней мембран, находятся протяженные мембранные структуры, которые образуют замкнутые пузырьки, называемые тилакоидами. Мембраны тилакоидов состоят из двух слоев молекул липидов (жироподобных веществ), в которые включены макромолекулярные фотосинтетические белковые комплексы. В хлоропластах высших растений тилакоиды группируются в граны, которые представляют собой стопки сплюснутых и тесно прижатых друг

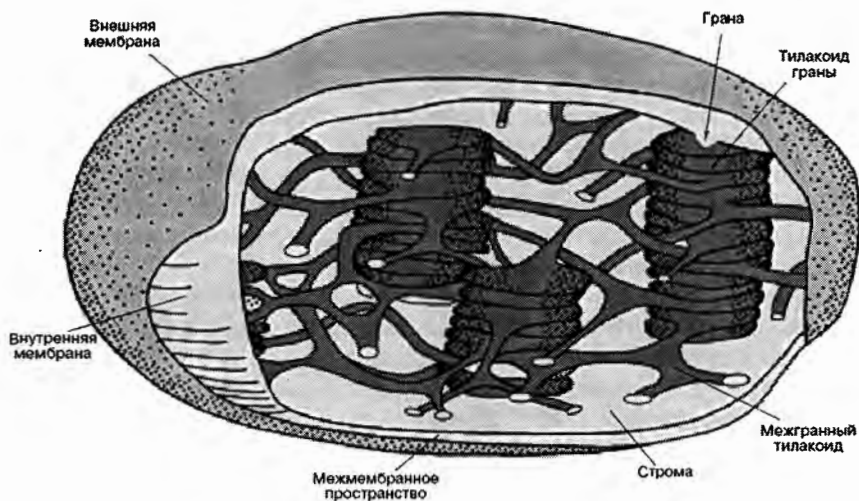


Рис. 5.5. Строение хлоропласта

¹ Материалы настоящего раздела любезно предоставлены профессором А. Н. Тихоновым [15].

к другу тилакоидов, имеющих форму дисков. Продолжением отдельных тилакоидов гран являются выступающие из них межгранные тилакоиды. Пространство между оболочкой хлоропласта и тилакоидами называется стромой. В строме содержатся хлоропластные молекулы РНК, ДНК, рибосомы, крахмальные зерна, а также многочисленные ферменты, включая те, которые обеспечивают усвоение CO_2 растениями.

Световые и темновые стадии фотосинтеза.

Согласно современным представлениям, фотосинтез представляет собой ряд фотофизических и биохимических процессов, в результате которых растения за счет энергии солнечного света синтезируют углеводы (сахара). Многочисленные стадии фотосинтеза принято разделять на две большие группы процессов — световые и темновые стадии фотосинтеза.

Световыми стадиями фотосинтеза принято называть совокупность процессов, в результате которых за счет энергии света синтезируются молекулы аденозинтрифосфата (АТФ) и происходит образование восстановленного никотинамидадениндинуклеотид фосфата (NADPH) — соединения, обладающего высоким восстановительным потенциалом. Молекулы АТФ выполняют роль универсального источника энергии в клетке. Энергия макроэргических (т. е. богатых энергией) фосфатных связей молекулы АТФ, как известно, используется в большинстве биохимических процессов, потребляющих энергию.

Световые процессы фотосинтеза протекают в тилакоидах, мембраны которых содержат основные компоненты фотосинтетического аппарата растений — светособирающие пигмент-белковые и электрон-транспортные комплексы, а также АТФсинтазный комплекс, который катализирует образование АТФ из аденозиндифосфата (ADP) и неорганического фосфата (P_i) ($\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$). Таким образом, в результате световых стадий фотосинтеза энергия света, поглощаемого растениями, запасается в форме макроэргических химических связей молекул АТФ и сильного восстановителя NADPH, которые используются для синтеза углеводов в так называемых темновых стадиях фотосинтеза.

Темновыми стадиями фотосинтеза обычно называют совокупность биохимических реакций, в результате которых происходит усвоение растениями атмосферной углекислоты (CO_2) и образование углеводов. Цикл «темновых» биохимических превращений, приводящих к синтезу органических соединений из CO_2 и воды, по имени авторов, внесших решающий вклад в исследование этих процессов, называется циклом Кальвина—Бенсона. В отличие от электронтранспортных и АТФсинтазного комплексов, которые находятся в тилакоидной мембране, ферменты, катализирующие «темновые» реакции фотосинтеза, растворены в строме. При разрушении оболочки хлоропласта эти ферменты вымываются из стромы, в результате чего хлоропласты теряют способность усваивать углекислый газ.

В результате превращений ряда органических соединений в цикле Кальвина—Бенсона из трех молекул CO_2 и воды в хлоропластах образуется молекула глицеральдегид-3-фосфата, имеющего химическую формулу $\text{CHO}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{O}-\text{PO}_3^{2-}$. При этом в расчете на одну молекулу CO_2 , включающуюся в глицеральдегид-3-фосфат, расходуются три молекулы АТФ и две молекулы NADPH.

Для синтеза органических соединений в цикле Кальвина—Бенсона используется энергия, выделяющаяся в ходе реакции гидролиза макроэргических фосфатных связей молекул АТФ (реакция $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$), и сильный восстановительный потенциал молекул NADPH. Основная часть образовавшихся в хлоропласте молекул глицеральдегид-3-фосфата поступает в цитозоль растительной клетки, где превращается во фруктозо-6-фосфат и глюкозо-6-фосфат, которые в ходе дальнейших превращений образуют сахарофосфат — предшественник сахарозы. Из оставшихся в хлоропласте молекул глицеральдегид-3-фосфата синтезируется крахмал.

Преобразование энергии в фотосинтетических реакционных центрах.

Фотосинтетические энергопреобразующие комплексы растений, водорослей и фотосинтезирующих бактерий хорошо изучены. Установлены химический состав и пространственное строение энергопреобразующих белковых комплексов, выяснена последовательность процессов трансформации энергии. Несмотря на различия в составе и молекулярном строении фотосинтетического аппарата, существуют общие закономерности процессов трансформации энергии в фотореакционных центрах всех фотосинтезирующих организмов. В фотосинтетических системах, как растительного, так и бактериального происхождения, единым структурно-функциональным звеном фотосинтетического аппарата является фотосистема, которая включает в себя светособирающую антенну, фотохимический реакционный центр и связанные с ним молекулы — переносчики электрона.

Рассмотрим сначала общие принципы превращения энергии солнечного света, характерные для всех фотосинтетических систем, а затем более детально проиллюстрируем их на примере функционирования фотореакционных центров и цепи электронного транспорта хлоропластов высших растений.

Светособирающая антенна (поглощение света, миграция энергии к реакционному центру).

Самым первым элементарным актом фотосинтеза является поглощение света молекулами хлорофилла или вспомогательных пигментов, входящих в состав специального пигмент-белкового комплекса, называемого светособирающей антенной. Светособирающая антенна представляет собой макромолекулярный комплекс, предназначенный для эффективного улавливания света. В хлоропластах антенный комплекс содержит большое число (до не-

скольких сотен) молекул хлорофилла и некоторое количество вспомогательных пигментов (каротиноидов), прочно связанных с белком.

На ярком солнечном свете отдельная молекула хлорофилла поглощает кванты света сравнительно редко, в среднем не чаще, чем 10 раз в секунду. Однако, поскольку на один фотореакционный центр приходится большое количество молекул хлорофилла (200–400), то даже при относительно слабой интенсивности света, падающего на лист в условиях затенения растения, происходит достаточно частое срабатывание реакционного центра. Ансамбль пигментов, поглощающих свет, по сути дела выполняет роль антенны, которая за счет своих достаточно больших размеров эффективно улавливает солнечный свет и направляет его энергию к реакционному центру. Тенелюбивые растения имеют, как правило, больший размер светособирающей антенны по сравнению с растениями, произрастающими в условиях высокой освещенности.

У растений основными светособирающими пигментами служат молекулы хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, поглощающие видимый свет с длиной волны $\lambda \leq 700\text{--}730$ нм. Изолированные молекулы хлорофилла поглощают свет лишь в двух сравнительно узких полосах солнечного спектра: при длинах волн 660–680 нм (красный свет) и 430–450 нм (ультрафиолетовый свет), что, разумеется, ограничивает эффективность использования всего спектра солнечного света, падающего на зеленый лист.

Однако спектральный состав света, поглощаемого светособирающей антенной, в действительности значительно шире. Объясняется это тем, что спектр поглощения агрегированных форм хлорофилла, входящих в состав светособирающей антенны, сдвигается в сторону больших длин волн. Кроме этого, наряду с хлорофиллом в светособирающую антенну входят вспомогательные пигменты, которые увеличивают эффективность светосбора за счет того, что они поглощают свет в тех областях спектра, в которых сравнительно слабо поглощают свет молекулы хлорофилла — основного пигмента светособирающей антенны. У растений вспомогательными пигментами являются каротиноиды, поглощающие свет в области длин волн $\lambda \approx 450\text{--}480$ нм; в клетках фотосинтезирующих водорослей это красные и синие пигменты: фикоэритрины у красных водорослей ($\lambda \approx 495\text{--}565$ нм) и фикоцианины у синезеленых водорослей ($\lambda \approx 550\text{--}615$ нм).

Поглощение кванта света молекулой хлорофилла (Chl) или вспомогательного пигмента приводит к ее возбуждению (переход электрона на более высокий энергетический уровень):



Энергия возбужденной молекулы хлорофилла Chl^* передается соседним пигментам, которые, в свою очередь, могут передать ее другим молекулам светособирающей антенны:



Энергия возбуждения может, таким образом, мигрировать по пигментной матрице до тех пор, пока возбуждение в конечном итоге не попадет на фотореакционный центр Р (рис. 5.6):



Заметим, что характерные времена жизни возбужденных состояний молекул хлорофилла и других пигментов очень малы, $\tau \approx 10^{-10} - 10^{-9}$ с. Поэтому существует определенная вероятность того, что на пути к реакционному центру Р энергия таких короткоживущих возбужденных состояний пигментов может бесполезно потеряться — рассеяться в тепло или выделиться в виде кванта света (явление флуоресценции). В действительности, однако, эффективность миграции энергии к фотосинтетическому реакционному центру очень велика. В том случае когда реакционный центр находится в активном состоянии, вероятность потери энергии составляет, как правило, не более 10–15 %. Такая высокая эффективность использования энергии солнечного света обусловлена тем, что светособирающая антенна представляет собой высокоупорядоченную структуру, обеспечивающую очень хорошее взаимодействие пигментов друг с другом. Благодаря этому достигается высокая скорость переноса энергии возбуждения от молекул, поглощающих свет, к фотореакционному центру. Среднее время «перескока» энергии возбуждения от одного пигмента к другому, как правило, составляет $\tau \approx 10^{-12} - 10^{-11}$ с. Общее время миграции возбуждения к реакционному центру обычно не превышает $10^{-10} - 10^{-9}$ с.

Фотохимический реакционный центр (перенос электрона, стабилизация разделенных зарядов).

Современным представлениям о строении реакционного центра и механизмах первичных стадий фотосинтеза предшествовали работы А. А. Красновского, открывшего, что в присутствии доноров и акцепторов электрона возбужденные светом молекулы хлорофилла способны обратимо восстанавливаться (принимать электрон) и окисляться (отдавать электрон). Впоследствии у растений, водорослей и фотосинтезирующих бактерий Коком, Виттом и Дюйзенсом были обнаружены особые пигменты хлорофилловой природы, названные реакционными центрами, которые окисляются при действии света и являются по сути дела первичными донорами электрона при фотосинтезе.

Фотохимический реакционный центр Р представляет собой особую пару (димер) молекул хлорофилла, которые выполняют роль ловушки энергии возбуждения, блуждающего по пигментной матрице светособирающей антенны (см. рис. 5.6). Подобно тому как жидкость стекает со стенок широкой воронки к ее узкому горлышку, к реакционному центру направляется энергия света, поглощаемого всеми пигментами светособирающей антенны. Возбуждение реакционного центра инициирует цепь дальнейших превращений энергии света при фотосинтезе.

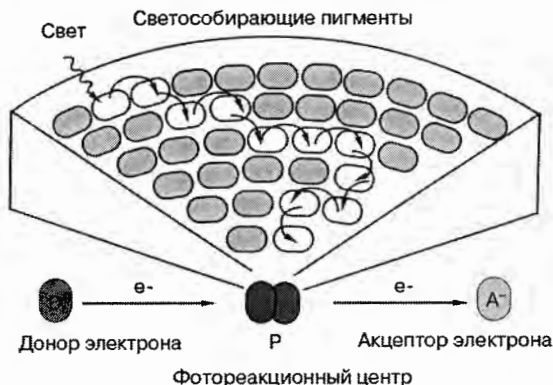


Рис. 5.6. Схема миграции энергии возбуждения по пигментной матрице светособирающей антенны к фотореакционному центру P (димер хлорофилла). Молекула D — первичный донор электрона для окисленного центра P^+ ; молекула A — первичный акцептор, принимающий электрон от возбужденного фотореакционного центра P^*

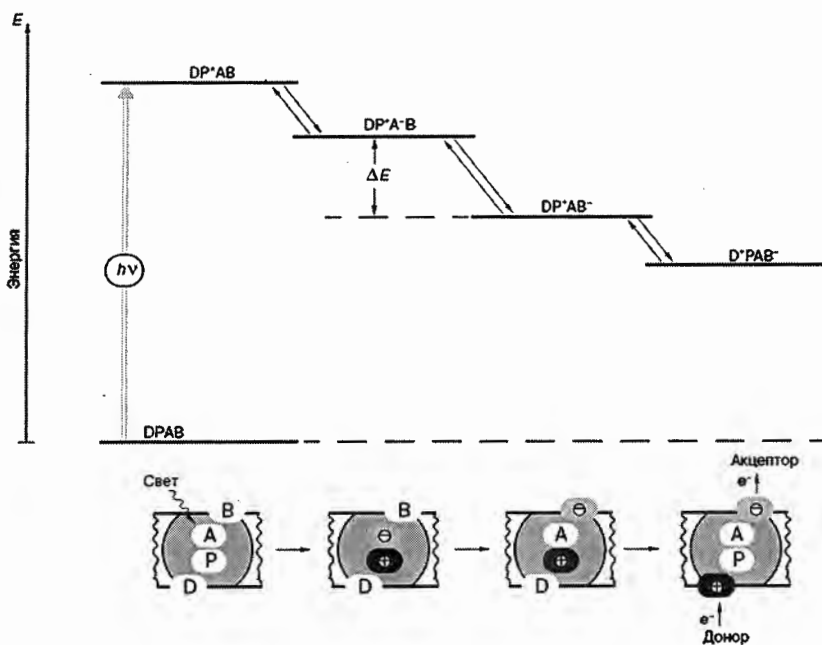


Рис. 5.7. Схема энергетических уровней фотосистемы при различных состояниях реакционного центра (P), первичного донора электрона (D), первичного (A) и вторичного (B) акцепторов электрона. Внизу — схема разделения зарядов в мембране, вызванного фотовозбуждением реакционного центра

Последовательность процессов, происходящих после возбуждения реакционного центра Р, и диаграмма соответствующих изменений энергии фотосистемы схематически изображены на рис. 5.7. Наряду с димером хлорофилла Р в фотосинтетический комплекс входят молекулы первичного и вторичного акцепторов электрона, которые мы условно обозначим символами А и В, а также первичный донор электрона — молекула D. Возбужденный реакционный центр Р* обладает низким сродством к электрону, и поэтому он с легкостью отдает его находящемуся рядом с ним первичному акцептору электрона А:



Таким образом, в результате очень быстрого ($\tau \approx 10^{-12}$ с) переноса электрона от Р* к А реализуется второй принципиально важный этап преобразования солнечной энергии при фотосинтезе — разделение зарядов в реакционном центре. При этом образуются сильный восстановитель А⁻ (донор электрона) и сильный окислитель Р⁺ (акцептор электрона).

Молекулы Р⁺ и А⁻ расположены в мембране асимметрично: в хлоропластах реакционный центр Р⁺ находится ближе к поверхности мембраны, обращенной внутрь тилакоида, а акцептор А⁻ расположен ближе к внешней стороне. Поэтому в результате фотоиндуцированного разделения зарядов на мембране возникает разность электрических потенциалов $\Delta\varphi > 0$. Индуцированное светом разделение зарядов в реакционном центре подобно генерации разности электрических потенциалов в обычном фотоэлементе. Следует, однако, подчеркнуть, что в отличие от всех известных и широко используемых в технике фотопреобразователей энергии эффективность работы фотосинтетических реакционных центров очень высока. КПД разделения зарядов в активных фотосинтетических реакционных центрах, как правило, превышает 90–95 % (у лучших образцов фотоэлементов КПД < 30 %).

За счет каких механизмов обеспечивается столь высокая эффективность преобразования энергии в реакционных центрах? Почему электрон, перенесенный на акцептор А, не возвращается обратно к положительно заряженному окисленному центру Р⁺? Стабилизация разделенных зарядов обеспечивается главным образом за счет вторичных процессов электронного транспорта, следующих за переносом электрона от Р* к А. От восстановленного первичного акцептора А⁻ электрон очень быстро (характерное время этого процесса обычно не превосходит 10^{-10} – 10^{-9} с) уходит на вторичный акцептор электрона В: $D(P^+A^-)B \rightarrow D(P^+A)B^-$.

При этом происходит не только удаление электрона от положительно заряженного реакционного центра Р⁺, но и заметно снижается энергия всей системы (рис. 5.8). Это означает, что для переноса электрона в обратном направлении (переход В⁻ → А) ему потребуется преодолеть достаточно высокий энергетический барьер $\Delta E \approx 0,3$ – $0,4$ эВ, где ΔE — разность энергетических уровней для двух состояний системы, при которых электрон находится,

соответственно, на переносчике А или В. По этой причине для возвращения электрона назад, от восстановленной молекулы V^- к окисленной молекуле А, ему потребовалось бы гораздо больше времени, чем для прямого перехода $A^- \rightarrow V$. Иными словами, в прямом направлении электрон переносится гораздо быстрее, чем в обратном. Поэтому после переноса электрона на вторичный акцептор В существенно уменьшается вероятность его возвращения назад и рекомбинации с положительно заряженной «дыркой» P^+ .

Вторым фактором, способствующим стабилизации разделенных зарядов, служит быстрая нейтрализация окисленного фотореакционного центра P^+ за счет электрона, поступающего к P^+ от донора электрона D:



Получив электрон от молекулы донора D и вернувшись в свое исходное восстановленное состояние P, реакционный центр уже не будет в состоянии принять электрон от восстановленных акцепторов, однако теперь он готов к повторному срабатыванию — отдать электрон находящемуся рядом с ним окисленному первичному акцептору А. Такова последовательность событий, происходящих в фотореакционных центрах всех фотосинтезирующих систем.

Цель электронного транспорта хлоропластов.

В хлоропластах высших растений имеются две фотосистемы: фотосистема 1 (ФС1) и фотосистема 2 (ФС2), различающиеся по составу белков, пигментов и оптическим свойствам. Светособирающая антенна ФС1 поглощает свет с длиной волны $\lambda \leq 700-730$ нм, а ФС2 — свет с $\lambda \leq 680-700$ нм. Индуцированное светом окисление реакционных центров ФС1 и ФС2 сопровождается их обесцвечиванием, которое характеризуется изменениями их спектров поглощения при $\lambda \approx 700$ и 680 нм. В соответствии с их оптическими характеристиками реакционные центры ФС1 и ФС2 получили название P_{700} и P_{680} .

Две фотосистемы связаны между собой посредством цепи электронных переносчиков (рис. 5.8). ФС2 является источником электронов для ФС1. Иницируемое светом разделение зарядов в фотореакционных центрах P_{700} и P_{680} обеспечивает перенос электрона от воды, разлагаемой в ФС2, к конечному акцептору электрона — молекуле $NADP^+$. Цепь электронного транспорта (ЦЭТ), соединяющая две фотосистемы, в качестве переносчиков электрона включает в себя молекулы пластохинона, отдельный электронтранспортный белковый комплекс (так называемый b/f-комплекс) и водорастворимый белок пластоцианин (P_c).

В ФС2 от возбужденного центра P_{680}^* электрон переносится сначала на первичный акцептор (Phe), а затем на молекулу пластохинона Q_A , прочно связанную с одним из белков ФС2:



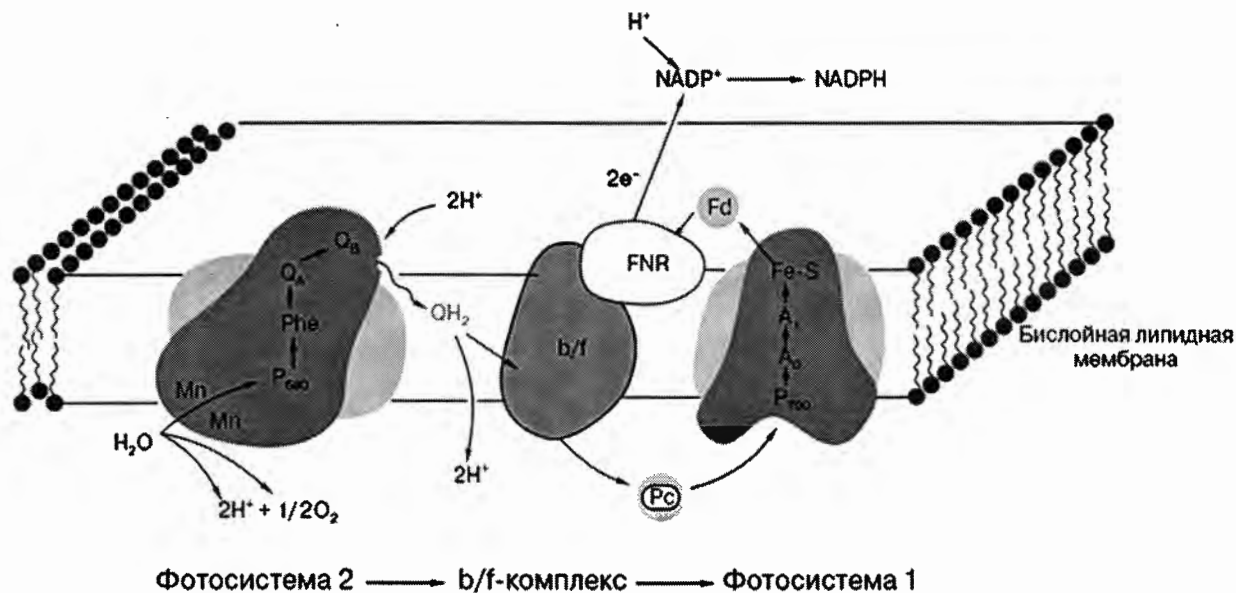
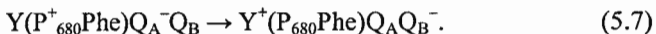


Рис. 5.8. Расположение электронтранспортных комплексов (ФС1, ФС2 и b/f-комплекс) и их взаимодействие в тилакоидной мембране. В состав фотосистемы 2 (ФС2) входят: фотореакционный центр P_{680} , первичный акцептор — феофитин (Phe), вторичные акцепторы — молекулы пластохинона (Q_A и Q_B) и водорасщепляющий комплекс. В состав фотосистемы 1 (ФС1) входят: первичный акцептор электрона — молекула хлорофилла *a* (A_0), вторичные акцепторы — молекула филлохинона (A_1) и три переносчика белковой природы (ferredоксины F_x , F_A , F_B), у которых в активном центре находятся атомы железа и серы. В переносе электрона от акцепторов ФС1 к $NADP^+$ участвуют растворенный в строме белок ферредоксин (Fd) и связанный с мембраной специальный электронтранспортный комплекс — ферредоксин-NADP-редуктаза (FNR), функционирующие на внешней стороне тилакоидной мембраны. При восстановлении одной молекулы $NADP^+$ до $NADPH$ на нее переносятся два электрона и один ион водорода, который захватывается из стромы

Затем электрон переносится на вторую молекулу пластохинона Q_B , а P_{680} получает электрон от первичного донора электрона Y :



Молекула пластохинона, химическая формула которой и ее расположение в бислоидной липидной мембране показаны на рис. 5.9, способна принять два электрона. После двукратного срабатывания реакционного центра ФС2 молекула пластохинона Q_B получит два электрона:



Отрицательно заряженная молекула Q_B^{2-} обладает высоким сродством к ионам водорода, которые она захватывает из стромального пространства. После протонирования восстановленного пластохинона Q_B^{2-} ($Q_B^{2-} + 2H^+ \rightarrow QH_2$) образуется электрически нейтральная форма этой молекулы QH_2 , которая называется пластохинолом (рис. 5.9). Пластохинол выполняет роль подвижного переносчика двух электронов и двух протонов: покинув ФС2, молекула QH_2 может легко перемещаться внутри тилакоидной мембраны, обеспечивая связь ФС2 с другими электронтранспортными комплексами.

Окисленный реакционный центр ФС2 P_{680} обладает исключительно высоким сродством к электрону, т. е. является очень сильным окислителем. Благодаря этому в ФС2 происходит разложение воды — химически устойчивого соединения. Входящий в состав ФС2 водорасщепляющий

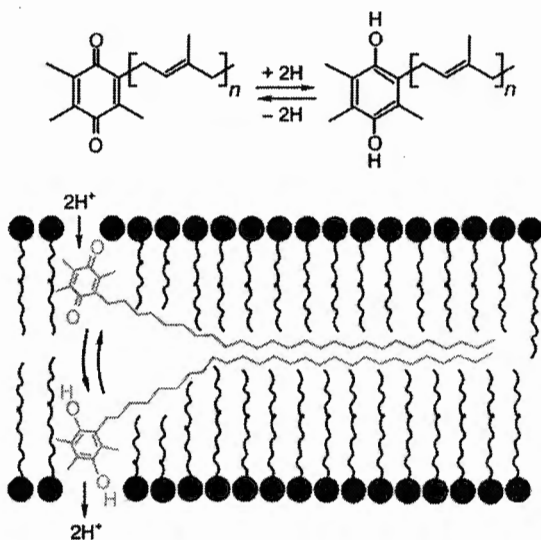


Рис. 5.9. Окислительно-восстановительные превращения пластохинона и предполагаемая схема его расположения в мембране

комплекс (ВРК) содержит в своем активном центре группу ионов марганца (Mn^{2+}), которые служат донорами электрона для P_{680} . Отдавая электроны окисленному реакционному центру, ионы марганца становятся «накопителями» положительных зарядов, которые непосредственно участвуют в реакции окисления воды. В результате последовательного четырехкратного срабатывания реакционного центра P_{680} в Mn-содержащем активном центре ВРК накапливаются четыре сильных окислительных эквивалента (или четыре «дырки») в форме окисленных ионов марганца (Mn^{4+}), которые, взаимодействуя с двумя молекулами воды, катализируют реакцию разложения воды:



Таким образом, после последовательной передачи четырех электронов от ВРК к P_{680} происходит синхронное разложение сразу двух молекул воды, сопровождающееся выделением одной молекулы кислорода и четырех ионов водорода, которые попадают во внутритилакоидное пространство хлоропласта.

Образовавшаяся при функционировании ФС2 молекула пластохинола QH_2 диффундирует внутри липидного бислоя тилакоидной мембраны к b/f-комплексу (рис. 5.8 и 5.9). При столкновении с b/f-комплексом молекула QH_2 связывается с ним, а затем передает ему два электрона. При этом на каждую молекулу пластохинола, окисляемую b/f-комплексом, внутрь тилакоида выделяются два иона водорода. В свою очередь, b/f-комплекс служит донором электрона для пластоцианина (Pc) — сравнительно небольшого водорастворимого белка, у которого в состав активного центра входит ион меди (реакции восстановления и окисления пластоцианина сопровождаются изменениями валентности иона меди $Cu^{2+} + e^- \rightarrow Cu^+$). Пластоцианин выполняет роль связующего звена между b/f-комплексом и ФС1. Молекула пластоцианина быстро перемещается внутри тилакоида, обеспечивая перенос электрона от b/f-комплекса к ФС1. От восстановленного пластоцианина электрон поступает непосредственно к окисленным реакционным центрам ФС1 — P_{700}^+ (см. рис. 5.8). Таким образом, в результате совместного действия ФС1 и ФС2 два электрона от молекулы воды, разлагаемой в ФС2, через цепь электронного транспорта переносятся в конечном итоге на молекулу $NADP^+$, обеспечивая образование сильного восстановителя $NADPH$.

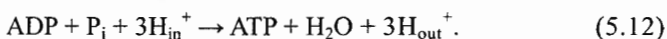
Зачем хлоропластам нужны две фотосистемы? Известно, что фотосинтезирующие бактерии, которые используют в качестве донора электрона для восстановления окисленных реакционных центров различные органические и неорганические соединения (например, H_2S), успешно функционируют с одной фотосистемой. Ответ на вопрос о происхождении двух фотосистем заключается в том, что энергии одного кванта видимого света недостаточно для того, чтобы обеспечить разложение воды и эффективное прохождение электроном всего пути по цепи молекул-переносчиков

от воды к NADP^+ . Приблизительно 3 млрд лет назад на Земле появились цианобактерии, которые приобрели способность использовать воду в качестве источника электронов для восстановления углекислоты. В настоящее время считается, что ФС1 ведет свое происхождение от зеленых бактерий, а ФС2 — от пурпурных бактерий. После того как в ходе эволюционного процесса ФС2 «включилась» в единую цепь переноса электрона вместе с ФС1, стало возможным решить энергетическую проблему — преодолеть довольно большую разницу в окислительно-восстановительных потенциалах пар кислород/вода и $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$. Возникновение фотосинтезирующих организмов, способных окислять воду, стало одним из важнейших этапов развития живой природы на Земле. Во-первых, водоросли и зеленые растения, «научившись» окислять воду, овладели неисчерпаемым источником электронов для восстановления NADP^+ . Во-вторых, разлагая воду, они наполнили атмосферу Земли молекулярным кислородом, создав, таким образом, условия для бурного эволюционного развития организмов, энергетика которых связана с аэробным дыханием.

Сопряжение процессов электронного транспорта с переносом протонов и синтезом АТФ в хлоропластах.

Перенос электрона по ЦЭТ, как правило, сопровождается понижением энергии. Этот процесс можно уподобить самопроизвольному движению тела по наклонной плоскости. Уменьшение уровня энергии электрона в ходе его движения вдоль ЦЭТ вовсе не означает, однако, что перенос электрона всегда является энергетически бесполезным процессом. В нормальных условиях функционирования хлоропластов большая часть энергии, выделяющейся в ходе электронного транспорта, не пропадает бесполезно, а используется для работы специального энергопреобразующего комплекса, называемого АТФсинтазой. Этот комплекс катализирует энергетически невыгодный процесс образования АТФ из АДФ и неорганического фосфата P_i (реакция $\text{ADP} + P_i \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$). В этой связи принято говорить, что энергодонорные процессы электронного транспорта сопряжены с энергоакцепторными процессами синтеза АТФ.

Важнейшую роль в обеспечении энергетического сопряжения в мембранах тилакоидов, как и во всех остальных энергопреобразующих органеллах (митохондрии, хроматофоры фотосинтезирующих бактерий), играют процессы протонного транспорта. Синтез АТФ тесно связан с переносом через АТФсинтазу трех протонов из тилакоидов (3H_{in}^+) в строму (3H_{out}^+):



Этот процесс становится возможным потому, что вследствие асимметричного расположения переносчиков в мембране функционирование ЦЭТ хлоропластов приводит к накоплению избыточного количества протонов внутри тилакоида: ионы водорода поглощаются снаружи на стадиях вос-

становления NADP^+ и образования пластохинола и выделяются внутри тилакоидов на стадиях разложения воды и окисления пластохинола (рис. 5.8). Освещение хлоропластов приводит к существенному (в 100–1000 раз) увеличению концентрации ионов водорода внутри тилакоидов.

Итак, мы рассмотрели цепь событий, в ходе которых энергия солнечного света запасается в форме энергии высокоэнергетичных химических соединений — АТФ и NADPH. Эти продукты световой стадии фотосинтеза используются в темновых стадиях для образования органических соединений (углеводов) из углекислого газа и воды. Основные этапы преобразования энергии, приводящие к образованию АТФ и NADPH, включают в себя следующие процессы: 1) поглощение энергии света пигментами светособирающей антенны; 2) перенос энергии возбуждения к фотореакционному центру; 3) окисление фотореакционного центра и стабилизация разделенных зарядов; 4) перенос электрона по цепи электронного транспорта, образование NADPH; 5) трансмембранный перенос ионов водорода; 6) синтез АТФ.

5.1.2.3. Роль изотопов в фотосинтезе

Еще сравнительно недавно считалось, что вклад в биомассу всех фотосинтезирующих организмов изотопа углерода ^{12}C идет, в основном, за счет изотопного эффекта фотосинтеза. Открытие изотопного эффекта фотодыхания позволило учитывать в процессе фотосинтеза также второй изотоп углерода — ^{13}C . Оказалось, что фотосинтез включает два процесса — фотоассимиляцию, отвечающую за обогащение биомассы изотопом ^{12}C , и фотодыхание — изотопом ^{13}C . Это дало возможность рассматривать фотосинтез как колебательный процесс [16].

Фотоассимиляция и фотодыхание не могли возникнуть одновременно, поскольку для фотодыхания в атмосфере должен был накопиться кислород, и эти процессы связаны с изотопным фракционированием углерода. В большинстве природных процессов эти различия возникают либо в результате кинетического изотопного эффекта (скорости реакций с участием разных изотопов различны), либо в результате термодинамического изотопного эффекта (энергетические уровни изотопных молекул неравноценны). Таким образом, налицо зависимость между процессами на клеточном, организменном и биосферном уровнях. Но имеется и другая, циклическая зависимость между геологическими и биосферными процессами в эволюции биосферы [17]. И связаны эти циклы с колебаниями состава атмосферы, в первую очередь углерода и кислорода, а также циклическостью движения литосферных плит. Орогенические циклы включают периоды спокойного движения — геосинклинальные (длительностью от 100 до 500 млн лет) и периоды активности — орогенные (длительностью порядка 50 млн лет). В орогенные периоды столкновение литосферных плит происходит чаще, следовательно, в атмосферу поступает больше углекислого газа, чем в геосинклинальные. В свою очередь, циклическость содер-

жания углекислого газа в атмосфере лимитирует скорость фотосинтеза (как субстрат) и определяет длительность циклов (как фактор) [16].

Наиболее значительные циклические колебания содержания CO_2 в атмосфере (период в 110 тыс. лет) совпадают с регулярными изменениями параметров земной орбиты — циклами Миланковича. Современное содержание CO_2 (360 ppm или 0,036 %) отмечено как самое высокое за последние 500 тыс. лет, и если человечество (гипотетически) сожжет все имеющиеся запасы ископаемого топлива, то содержание CO_2 в атмосфере поднимется до 0,2 %, т. е. примерно до уровня конца палеозойской эры. А именно конец палеозойской эры (300–270 млн лет назад) был отмечен переходом от долго длившегося и охватившего большую часть Земли оледенения к глобальному потеплению. За это время содержание CO_2 в атмосфере (вначале примерно равное современному) возросло в 10 раз, и по мере повышения температуры менялся характер наземной растительности — в тропиках растительность становилась более сухолюбивой.

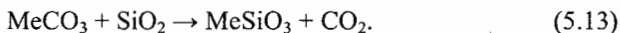
Если колебания содержания CO_2 в значительной мере определяются изменениями в системе «океан — суша», то колебания концентрации CH_4 больше зависят от континентальных процессов, вызванных перепадами температур. В течение большей части изученного периода содержание метана изменялось в диапазоне 350–800 ppb, однако в настоящее время его уровень значительно возрос и составляет 1770 ppb. И периодичность основных циклов метана также около 100 тыс. лет, хотя спектральный анализ выявил периоды в 41 тыс. лет и в 23 тыс. лет (все периоды связаны с характеристиками орбиты Земли).

Углекислотно-карботная система биосферы образована путем постоянного обмена между газообразным и растворенным в воде углекислым газом. Поскольку времена этого взаимобмена значительно меньше времен геологических процессов, систему можно рассматривать как равновесную (и это подтверждается достижением в системе изотопного равновесия в результате химического равновесия). В биосфере также наблюдается изотопное равновесие углерода в составе атмосферного и гидросферного CO_2 — разница составляет всего 5–7 %.

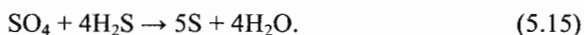
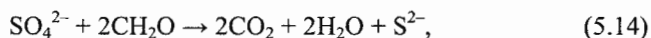
Существует *три основные гипотезы относительно источника CO_2* :

1. Попадающий в атмосферу углекислый газ связан с дегазацией мантии, но определенная часть углерода возвращается в глобальный круговорот посредством эрозии, выветривания и других процессов [17].
2. Суммарное количество углерода в углекислотно-карботной системе биосферы равно количеству углерода, поступающего из осадков, т. е. происхождение CO_2 — осадочное [18]. Кроме того, в рамках этой концепции предполагается, что общее количество углерода и серы в биогеосфере постоянно. Оба элемента существуют в двух формах — окисленной (карбонаты и CO_2 , сульфаты пород) и восстановленной (органическое вещество осадочных пород, сероводород и сульфиды) [19].

Согласно теории мобилизма, литосферные плиты находятся в постоянном движении, причиной которого служит конвективное движение магмы под воздействием солнечных и других циклов планет в системе. В зонах столкновения плит создаются высокие температуры и давления, в результате чего осадочные породы разрушаются с выделением CO_2 , а связанные с ними катионы металлов образуют силикаты:



Органическое вещество пород окисляется при взаимодействии с сульфатами, восстанавливая серу и образуя элементарную серу, а также пополняя атмосферу CO_2 :



То есть глобальные круговороты углерода и серы сопряжены посредством органики осадочных пород, что возможно только при наличии фотосинтеза, обеспечивающего перенос углерода из окисленной формы в восстановленную. Поступая в осадочные породы, органический углерод ($\text{C}_{\text{орг}}$), в свою очередь, способствует восстановлению серы. До тех пор пока в атмосфере не накопилось достаточное количество кислорода (до конца докембрия), глубинные воды океана были заполнены сероводородом и сульфидоокисляющими бактериями. Более того, предположительно, именно их биомасса была главным источником органического вещества того периода [18]. Взаимосвязь круговоротов серы и углерода также отражает изотопный состав карбонатного углерода и сульфатной серы за последние 700 млн лет [19] (рис. 5.10).

- Третья гипотеза признает существование мантийного и осадочного источников CO_2 . В более кратковременные орогенные периоды происходит скачкообразный рост CO_2 в атмосфере, а в геосинклинальные периоды скорость этого поступления меньше скорости использования CO_2 в процессе фотосинтеза, при этом постепенно его содержание в атмосфере снижается. Параллельно экспоненциальному росту содержания кислорода в атмосфере растет и биомасса организмов, и, следовательно, масса органического вещества в осадочных породах. В каждый предыдущий геосинклинальный период производство O_2 превышает его потребление, поэтому его общее содержание растет. А количество CO_2 , поступающего в атмосферу в орогенный период, меньше количества, уходящего в осадочные породы, и разница между ними соответствует поступающему в атмосферу O_2 [20] (рис. 5.11).

Изотопное разделение углерода во времени зависит от накопления кислорода в атмосфере и, следовательно, непостоянно. Поскольку в ходе фотосинтеза происходит обогащение биомассы «легким» изотопом ^{12}C (растениям проще его усваивать), в углекислотно-карбонатной системе снижа-

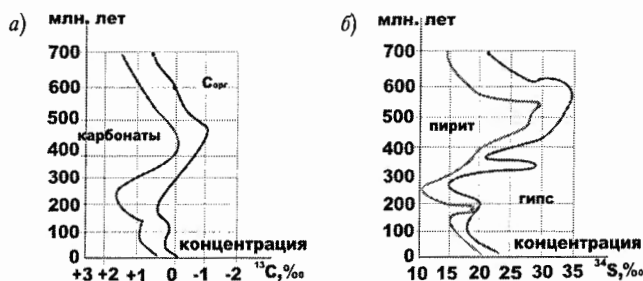


Рис. 5.10. Сопряженные изменения вековых кривых изотопного состава углерода карбонатных пород (а) и серы сульфатов эвапоритов (б) за последние 700 млн лет [20]

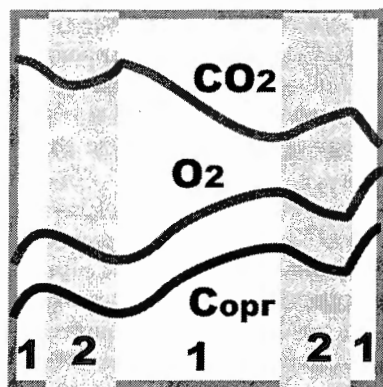


Рис. 5.11. Схема изменений концентраций CO_2 и O_2 в атмосфере в течение орогенных (2) и геосинклинальных (1) периодов [20]

ется содержание неорганического углерода и накапливается «тяжелый» изотоп ^{13}C (и наибольшее его количество накапливается к концу геосинклинального периода). Одновременно все более «тяжелым» становится вновь образующийся органический углерод, так как на ассимиляцию CO_2 при фотосинтезе начинают использоваться более тяжелые остаточные неорганические вещества. Изотопный состав карбонатного и органического углерода от одного суммарного цикла к другому характеризуется обогащением изотопом ^{13}C , так как часть органического углерода, не полностью окисляясь, переходит в форму органического вещества осадочных пород. Поскольку в почве содержится много растительных остатков, то и почвенный воздух обеднен содержанием ^{13}C . Однако при высокой концентрации CO_2 в атмосфере его содержание в почве также увеличивается.

И в клетке, и в атмосфере постоянно наблюдаются колебания соотношения CO_2/O_2 . И в каждой из этих систем существует своя «точка компен-

сации» по CO_2 , т. е. минимальная концентрация CO_2 , при которой количество ассимилируемого CO_2 равно количеству выдыхаемого [21]. Аналогично работает «точка компенсации» для биосферы: концентрация CO_2 в атмосфере не может быть ниже допустимой, а концентрация O_2 не может превысить этот порог. В истории Земли были периоды роста как CO_2 , так и O_2 , например, в фанерозойскую эру значительно выросло содержание O_2 в атмосфере, движение биосферы к точке компенсации убыстрилось и система вновь пришла к равновесию [20]. И эти периоды связаны как с тектоникой плит, так и с периодами потепления и похолодания, т. е. с содержанием в атмосфере CO_2 и O_2 . В орогенные периоды наблюдается повышенное содержание CO_2 , способствующее высоким температурам и «парниковому эффекту», а также пониженное содержание O_2 , обеспечивающее низкий уровень фотодыхания у фотосинтезирующих организмов (периоды потепления). А в геосинклинальные — наоборот: наблюдается пониженное содержание CO_2 (периоды похолодания) и повышенное содержание O_2 . Следовательно, особенно к концу общих циклов (включая оба периода), наблюдается рост изотопа ^{13}C и уменьшение коэффициента разделения изотопов углерода при фотосинтезе в соответствии с уравнением Релея:

$$Q_1 / Q_0 = (R_0 / R_1)^{\alpha^{1-\alpha}}, \quad (5.16)$$

где Q_0 и Q_1 — количество неорганического углерода в углекислотно-карбонатной системе биосферы в начале и конце общего орогенетического цикла; Q_1 / Q_0 — степень истощения неорганического углерода; R_0 и R_1 — соотношение изотопных концентраций ^{13}C и ^{12}C в исходном веществе в начале цикла и в остатке в конце цикла, т. е. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; α — эффективный (усредненный) коэффициент фракционирования изотопного состава углерода при фотосинтезе.

Причиной непостоянства коэффициента изотопного разделения является постепенное накопление O_2 , которое и привело к возникновению фотодыхания, и рост содержания изотопа ^{13}C , ввиду неполного окисления органического углерода и перехода его части в состав органики осадочных пород [20].

При возникновении континентальных форм растений (наибольшая интенсивность отмечена 300–200 млн лет назад в селуре) флуктуировало не только распространение фотосинтезирующих организмов, но и возникновение у них новых адаптационных механизмов к факторам среды (освещенность, доступность влаги, температура и т. д.). При достижении содержания кислорода в атмосфере около 1 % произошел переход к аэробному метаболизму — первая точка, а при достижении содержания кислорода в атмосфере 10 % (от современного) жизнь «вышла» на сушу — вторая точка (точки Пастера). Одним из таких механизмов послужило формирование у высших растений устьичного аппарата, позволявшего регулировать

плотность устьичных отверстий листа в зависимости от атмосферной концентрации CO_2 (C_3 -фотосинтез). Когда углекислотно-карбонатная система достигла точки компенсации (в селуре), система стала чувствительной к малым флуктуациям, вызванным различными причинами (астрономического, геологического и биосферного характера) и в ней появились колебания основных компонентов. Снижение общей концентрации CO_2 в атмосфере, а также колебания соотношения изотопных концентраций $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и концентрации O_2 привели к появлению новых видов высших растений с новой формой фотосинтеза — C_4 (30–25 млн лет назад в среднем кайнозое). Это привело к возникновению в системе обратных связей, реагирующих на колебания CO_2 и O_2 не только изменениями вклада в биомассу фотодыхания и фотоассимиляции, но и формированием ареалов распространения растений типов C_3 и C_4 [20].

Транспорт воды в растениях связан с наличием водородных связей, образующихся между молекулами воды и между ними и стенками капилляров. В отличие от животных, аккумулирующих большую часть потребляемой воды, растения испаряют через листья почти 90 % влаги, поступившей через корни (*транспирация*), поскольку устьица листьев большую часть времени остаются открытыми, чтобы углекислый газ из атмосферы мог проникать в растение и принимать участие в фотосинтезе. Через корни вода поступает в растения из почвы и под влиянием осмотического давления и капиллярных сил поднимается к вершинам. До сих пор остается не вполне ясным, могут ли капиллярные силы обеспечить подъем водного электролита на высоту до 150 м (средняя высота эвкалипта), что соответствует примерно давлению 15 атм. По-видимому, могут. Однако к модели, основывающейся на представлениях о капиллярных силах поверхностного натяжения, следует добавить некие соображения из области гидромеханики. Поскольку всегда существуют некоторые механические движения в системе капилляров, то сами капилляры, будучи нелинейной вентиляционной системой, способны поднимать воду подобно перистальтическому насосу.

Если в C_3 -растениях закрытые устьица прекращают поступление углекислого газа (что приводит к замедлению фотосинтеза и изменению фотосинтетических реакций), то в C_4 -растениях углекислый газ присоединяется к трехуглеродной молекуле на поверхности листа, затем переносится во внутренние участки листа, где высвобождается, и начинается цикл Калвина. Поэтому C_3 -растения, в основном, относятся к растениям умеренного климата, а C_4 -растения — к тропическим. Последние годы активно обсуждается тема «глобального потепления» в связи с «усыханием» лесов. Но здесь все не так однозначно, поскольку следует учитывать не только температуру атмосферы, но и уровень освещенности, и источники влаги, доступные растениям. По одной из гипотез, важную роль в «усыхании» тропических лесов может сыграть положительная обратная связь между физиологической реакцией деревьев на недостаток влаги и количе-

ством осадков. Поскольку многие растения (C_4) при засухе начинают «экономить» воду путем снижения транспирации, это приводит к замедлению восходящего тока воды от корней к листьям и, в конечном счете, — к общему замедлению обменных процессов, в том числе фотосинтеза. А уменьшение количества испаряемой ими влаги будет вести к еще большей сухости климата. Но, вопреки ожиданиям, амазонские леса отреагировали на небывалую засуху 2005 г. не снижением, а увеличением интенсивности фотосинтеза. Дело в том, что уровень фотосинтеза амазонских лесов лимитировался не количеством влаги, а количеством света: чем засушливее климат, тем меньше облачность, и тем больше деревья получают света и реагируют на это увеличением площади и зеленой массы. В нижних горизонтах почв амазонских лесов накоплена в достаточном количестве вода, что позволяет пока растениям пережить кратковременную засуху без снижения транспирации и фотосинтеза. Но в какой-то момент внутренние резервы тропического леса могут достичь порогового уровня, и тогда положительная обратная связь между засушливостью климата и физиологической реакцией деревьев на дефицит влаги может реализоваться в полной мере. За последние десятилетия было отмечено активное движение растений в зоны большей влагодоступности и освещенности — многие виды начали перемещать свои ареалы ближе к полюсам или в более высоко расположенные ареалы (в среднем на 3 метра в год). Но, поскольку скорость их передвижения зависит от сроков жизни, травы, цветы, папоротники и мхи перемещаются быстрее древесных пород, что, в свою очередь, ведёт к изменению существующих трофических сетей.

Цвет растений зависит от спектра отражаемого ими света. Для организмов суши роль «фильтра» светового потока играет атмосфера: в верхней части атмосферы самые многочисленные фотоны — желтые (длина волны 560–590 нм), и по мере снижения высоты идет снижение длины волны фотонов. Озон стратосферы поглощает свет в области ультрафиолета и частично в видимой области спектра, водяной пар поглощает в инфракрасной зоне (более 700 нм), кислород — вблизи (687 и 761 нм). Диапазон видимого излучения ограничен со стороны синего спектра в коротковолновой области и поглощением УФ озоном, граница красного спектра определяется способностью к его поглощению кислородом. Из-за обширного поглощения озоном света в видимой области пик количества фотонов сдвинут от желтого к красному (примерно к 685 нм). Растения приспособились к этому спектру, определяемому, преимущественно атмосферным кислородом, тем самым, который образуют сами растения. Когда первые фотосинтезирующие организмы появились на Земле, кислорода в атмосфере было мало, поэтому растения использовали не хлорофилл, а иные пигменты, и только когда состав атмосферы изменился, хлорофилл стал для фотосинтеза наиболее распространенным пигментом.

В подводном мире область света, используемая для фотосинтеза, также меняется с глубиной. Например, водоросли и цианобактерии поглощают излучения зеленого и желтого спектров, а обитающие на значительной глубине аноксигенные бактерии — красного и инфракрасного спектров. На Земле организмом, способным поглощать свет самой большой длины волны (ИК длинной волны порядка 1015 нм), является пурпурная аноксигенная бактерия, а среди оксигенных организмов — морские цианобактерии (720 нм). В целом же фотосинтезирующая система Земли использует больше длинноволновых фотонов, чем коротковолновых. Жизнь в океане могла зародиться еще и по той причине, что вода — «удобный» растворитель для биохимических реакций и обеспечивает защиту организмам от солнечного УФ-излучения (как известно, в те времена атмосферный озоновый слой отсутствовал). Океанические цианобактерии начали оксигенный фотосинтез с выделением кислорода, в результате чего атмосферный состав начал меняться (количество кислорода и озоновый слой увеличивались), и водоросли (красные и бурые) стали подниматься к поверхности океана. А по мере роста уровня защиты от УФ-излучения, благодаря наличию озонового слоя, стали появляться зеленые водоросли, а затем и растения. В итоге хлорофилл оказывается не только хорошо адаптированным к современному составу атмосферы, но и помогает поддерживать его в устойчивом состоянии.

В заключение, мы хотели бы высказать несколько соображений общего плана.

1. Сопряжение абиогенных и биогенных активных сред создало возможность образования единых иерархических систем с выделенными направлениями коэволюционного развития.
2. Коэволюцию сопряженных подсистем можно определить через взаимовлияние посредством прямых (от геосферы к биоте) и обратных (от биоты к элементам геосферы) связей в процессе развития. Эти коллективные воздействия катализируют систему биогеохимических циклов, носят неаддитивный характер и служат основой для дальнейшей эволюции.

К важным прямым воздействиям относится дегазация Земли, приведшая к формированию первоначальной атмосферы и гидросферы. Ключевым процессом служило субаэральное «химическое» выветривание, в результате которого за счет реакции CO_2 с породами сформировалась кора выветривания [22]. Важнейшим звеном в схеме обратных связей можно считать формирование состава атмосферы под действием микробиоты. Кроме прямой продукции газов, влияние микробиоты определяется ее каталитическим воздействием через биогеохимические циклы на субаэральное химическое выветривание, накопление осадков и формирование атмосферы [23]. Основным последствием бактериального цикла стало создание нейтральной среды и кислородной атмосферы.

Всегда существовала связь цикла карбонатов кальция с растворением CO_2 в Мировом океане и, соответственно, мобилизация кальция в виде бикарбонатов. Перенос вод глубинными течениями в меридиональном направлении приводил к отложению карбоната кальция в теплом мелководном океане с возвратом $1/2\text{CO}_2$ в атмосферу. Отложение карбоната кальция в субаэральных условиях не допускало повышения карбонатной щелочности пока не израсходован Ca^{2+} , а растворение CaCO_3 удерживало $\text{pH} > 5,5$ [24].

С появлением эукариот, способных к отложению карбонатов внутри клетки под действием карбоангидразы (фермента, определяющего скорость установления карбонатного равновесия), геохимический цикл кальция резко изменился — накопление карбонатов стало зависеть не от осаждения, а от растворения. Биотические процессы определяют цикл органического углерода, основой которого служит образование биомассы в ходе фотосинтеза. Ассимиляция CO_2 происходит в молярном отношении $\text{CO}_2 : \text{C}_{\text{орг}} : \text{O}_2 = 1 : 1 : 1$ по реакции ассимиляции, уравновешиваемой обратной реакцией дыхания.

С циклом углерода связаны циклы азота и фосфора в отношении, характерном для их включения в биомассу. Для микробов отношение $\text{C} : \text{N} : \text{P} = 106 : 16 : 1$. В современных условиях лимитирующим биогенном чаще всего служит связанный азот, а в «прокариотной» атмосфере многие прокариоты ассимилировали N_2 . Таким образом, накопление связанного азота наряду с созданием кислородной атмосферы было необходимым предварительным условием для появления эукариотов. Циклы N, S и Fe генерируются исключительно бактериями. Для цикла азота цепь такова: азотфиксаторы аммонификаторы — нитрификаторы — денитрификаторы. Для цикла серы: сульфат и сероредукторы — серобактерии (анаэробные фототрофные и аэробные тионовые). Для цикла железа: аэробные железобактерии и анаэробные железоредукторы. Во времена ранней геобиосферы образование железорудных формаций и сульфатов океана шло по пути от Fe^{2+} к $\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_3\text{O}_4$ и от H_2S к H_2SO_4 , причем каждый из этих процессов послужил стоком для 42–45% O_2 в долгой истории Земли [24].

3. Взаимодействия в системе гео- и биосферы, куда более сложные, чем взаимодействия в трофической цепочке «хищник и жертва», определили неравномерное, скачкообразное или волновое развитие геобиосферы. Нынешние погодные аномалии или климатические циклы, воспринимаемые нами как долговременные, оказываются чрезвычайно быстротечными по сравнению с немонотонными процессами, имевшими место в геосфере Земли более двух миллиардов лет назад, когда после продолжительного периода стабилизации резко возросла концентрация кислорода в земной атмосфере и биосфера начала качественно новый виток Жизни.

5.2. Эволюция организмов и сообществ

...Во всех биологических системах имеется... взаимодействие разных циклов регуляции, ведущее к саморазвитию системы соответственно данным условиям существования...

И. И. Шмальгаузен

5.2.1. Популяционная динамика как реактор микроэволюции

5.2.1.1. Понятие «популяция»: «три источника и три составные части»

В биологии предшествовавшего Дарвину периода преобладала концепция, согласно которой «превращение» одних организмов в другие рассматривалось, прежде всего, как изменение характерного «типа», а различия же между особями одного вида как некие отклонения от чистой линии этого «типа». Дарвин сделал эти отклонения базой своей теории, поскольку именно разнообразие особей в популяции дает возможность одним особям выжить и оставить потомство в условиях конкуренции, а другим нет. И еще один существенный момент: свойства, проявляющиеся на уровне популяции, с одной стороны, складываются из свойств разных особей, а с другой стороны, складываются неаддитивно. В 1903 г. датский генетик **В. Иогансен** впервые употребил термин «популяция» для обозначения группы особей, неоднородной в генетическом отношении, и также впервые применил комплекс генетических и статистических методов для изучения структуры популяции самоопыляющихся организмов (семян фасоли *Phaseolus vulgaris*). Таким образом, Иогансен генетически неоднородные (гетерогенные) популяции противопоставил однородным *чистым линиям*, в которых невозможен отбор. Однако идея использовать характеристики идеальной популяции для приближенного анализа реальных условий не оставляла ученых. В 1928 г. **А. С. Серебровский** создает учение о генофонде. В течение 1920–1950-х гг. формируется окончательно понятие «идеальной популяции», на основании которого развивается математическая генетика (**Сьюелл Райт, Рональд Фишер, Джон Холдейн** и др.).

Английский математик **Г. Харди** (1908) создал математическую модель для описания генетической структуры *панмиктической популяции* — популяции свободно скрещивающихся раздельнополых организмов, а немецкий врач **В. Вайнберг** в том же году независимо создал аналогичную модель. В результате объединения этих усилий появился *закон популяционной генетики Харди—Вайнберга*.

Закон описывается уравнением:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \quad (5.17)$$

где p^2 — доля гомозигот по одному из аллелей, p — частота этого аллеля, q^2 — доля гомозигот по альтернативному аллелю, q — частота соответствующего аллеля, $2pq$ — доля гетерозигот.

Иными словами, закон действует в идеальных панмиктических популяциях, состоящих из бесконечного числа особей и при отсутствии факторов отбора (рис. 5.12). Биологический смысл закона Харди—Вайнберга заключается в следующем: процесс наследования не влияет сам по себе на частоту аллелей в популяции, а возможные изменения её генетической структуры возникают вследствие других причин (табл. 5.8).

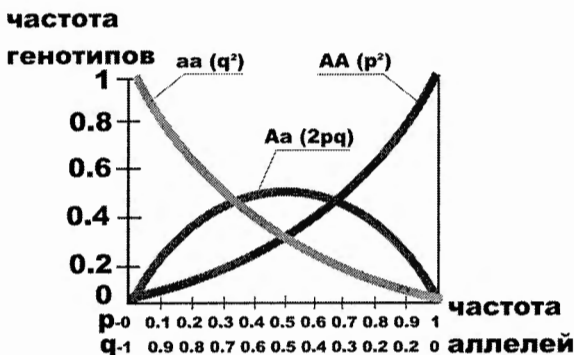


Рис. 5.12. Закон Харди—Вайнберга для двух аллелей (каждая кривая соответствует одному из трех возможных генотипов)

Таблица 5.8

Характеристики идеальных и реальных популяций

Идеальная популяция	Реальная популяция
Численность популяции бесконечно велика и не зависит от возможной гибели части особей	Популяция состоит из конечного числа особей
Панмиксия — основа размножения популяции; отсутствует половая дифференциация	Существуют различные типы половой дифференциации и способы размножения
В популяции отсутствуют мутации и естественный отбор	Мутации и естественный отбор постоянны и повсеместны
Популяция фенотипически однородна	Популяция фенотипически неоднородна
Популяция изолирована от других популяций данного вида	Изоляция и миграция популяций возможные, но не обязательные условия

Позже учение о неоднородности популяций развил российский биолог **С. С. Четвериков**. Его работой «О некоторых аспектах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) было положено начало современной эволюционной и популяционной генетики. В нашей стране учение о популяциях развивалось в работах **И. И. Шмальгаузена** (популяция рассматривалась как элементарная единица эволюционного процесса), **А. Н. Колмогорова** (анализировались случайные процессы в популяциях) и других ученых. Однако в большинстве случаев популяция рассматривалась с экологической точки зрения (например, как форма существования вида в работах С. С. Шварца). Но только благодаря трудам **Н. В. Тимофеева-Ресовского** и его сотрудников формируется синтетический подход к определению популяции как эколого-генетической системы.

В настоящее время существуют три основных подхода к определению понятия «популяция»: экологический, генетический и синтетический.

1. *Экологический подход*. С точки зрения экологии, популяция — это совокупность особей одного вида в пределах одного биоценоза, т. е. целостная внутривидовая группировка, которой соответствует минимальная реализованная экологическая ниша. Такую группу особей принято определять как экологическая, или локальная популяция. Под реализованной нишей понимается фактическая совокупность пространственно-временных и экологических условий, в которых существует и воспроизводится популяция. Если же речь идет только о воспроизводстве популяции, то мы имеем дело с регенерационной нишей — совокупностью пространственно-временных и экологических условий, необходимых для воспроизведения популяции.

Для каждой популяции характерен свой пространственно-временной интервал, поэтому понятие «экосистема» будет варьировать для разных популяций. Например, в смешанном лесу средней полосы одновременно обитают популяции тлей (*Cinara pini*), лесных полевков (*Clethrionomys glareolus*) и лосей (*Alces alces*). Тля может всю свою жизнь провести на одной хвоинке сосны, высасывая соки из ее тканей, и, следовательно, экосистемой популяции тлей может являться одно-единственное дерево, популяции рыжей лесной полевки — десятки и сотни квадратных метров, а популяции лося — сотни и тысячи квадратных километров. Временной масштаб существования этих популяций также различен: самка тли, размножаясь партеногенетически, способна за один летний сезон дать потомство более 1000 особей; общее число потомков одной пары полевков может достигнуть 30–50 особей в год; а заметные изменения численности популяции лосей происходят в периоды, измеряемые десятилетиями [25].

2. *Генетический подход*. С точки зрения генетики, популяция — это генетическая система, обладающая исторически сложившейся генетической структурой. Основные положения популяционной генетики сложились на основании изучения природных и модельных популяций высших раздельнополых животных (моллюсков, насекомых, позвоночных), которые воспроиз-

водят себя с помощью нормального полового размножения, или объединения женских и мужских гамет. В таких случаях группировка особей, способных скрещиваться между собой и производить жизнеспособное потомство, называется генетической, или менделеевской популяцией. В рамках генетического подхода выделяется представление об идеальной популяции.

Каждая популяция обладает собственной генетической структурой, определяемой исходным соотношением аллелей, естественным отбором и элементарными эволюционными факторами (мутационным процессом и давлением мутаций, изоляцией, популяционными волнами, генетико-автоматическими процессами, миграциями и др.). Основоположник учения о генофонде и геногеографии **А. С. Серебровский** называл генофондом «совокупность всех генов данного вида» (1928). Однако это выражение в настоящее время используется для определения генетического потенциала, а *генофондом* называют совокупность всех генотипов в популяции. Представление о генетическом составе популяции оказывается важным при оценке колебаний численности: при максимумах численности в популяции могут доминировать особи одного генотипа, а при минимумах — другого [25].

3. *Синтетический подход* рассматривает популяцию как эколого-генетическое единство. В контексте этого подхода популяция есть минимальная самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида, более или менее изолированная от других подобных группировок, населяющая определенный ареал в течение длительного ряда поколений, образующая собственную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу. Кроме того, популяция есть дискретная форма существования вида и элементарная единица эволюции. Последние два уточнения объединяют существующие подходы к определению сути популяций. Если во времена Дарвина единицей эволюции считалась особь, то в настоящее время это место занимает сообщество особей в популяции. И связано это с тем, что особь, благодаря мутациям, может лишь незначительно изменить генофонд за счет новых или измененных генов, но эти мутанты не способны существенным образом повлиять на судьбу миллиардов генов в генофонде — поле деятельности слишком незначительно. Именно это имел ввиду **Э. Майр**, когда утверждал, что отдельная особь не обладает собственной эволюционной судьбой, а потому эволюцию можно рассматривать только как изменение генофонда популяции [26].

Н. В. Тимофеев-Ресовский определял «уровни жизни эволюционного процесса» следующим образом: молекулярно-генетический, онтогенетический (индивидуальное развитие организма от оплодотворения, при половом размножении, или от момента отделения от материнской особи, при бесполом размножении, до смерти), популяционно-видовой, биоценотический и биосферный [27]. В контексте взаимодействия организмов между собой и средой обитания нас интересует, прежде всего, роль популяций как элементарных структур в процессе эволюции экосистем. Принято выделять два

эволюционных уровня — макроэволюция и микроэволюция. Уже длительное время идет дискуссия о содержании этих понятий, их границах и сочитаемости в описании общего процесса эволюции. (В чем-то эта ситуация напоминает проблемы физики, когда процессы эволюции вселенной рассматриваются не только на макро-, но и микроуровне.) Определимся в понятиях.

Микроэволюция (термин предложен ботаником Р. Г. Ливиттом в 1909 г.) предполагает распространение эволюционных изменений, приводящих к дивергенции внутри вида и, в конечном итоге, к видообразованию, на популяционном уровне.

Микроэволюция осуществляется в пределах локально воспроизводящихся популяций, следовательно, популяцию можно определить как совокупность особей одного вида, в достаточной степени изолированную во времени и пространстве от аналогичных совокупностей этого вида, имеющую общее происхождение и способную к самовоспроизведению.

Триединство основных свойств популяции можно определить следующим образом: популяция — это совокупно эволюционная, репродуктивная и экосистемная единица. Вне зависимости от способа оплодотворения/скрещивания, популяция является репродуктивной единицей. Как видно их вышеперечисленных типов популяций, локальная популяция как репродуктивная единица, характеризуемая отсутствием полной изоляции, — это наименьший по численности и пространственному расположению тип. Следовательно, именно на этом уровне, благодаря миграции и потоку генов, закладываются основы видообразования в границах биологического вида.

Поскольку, согласно определению, популяции характеризуются общностью взаимосвязи генотип — среда, популяция — это *экосистемная единица*, а составляющие ее особи генотипически сходны по своей экологической толерантности, занимают определённую экологическую нишу и постоянно вступают в многоплановые отношения с популяциями других видов. Как целостная система популяция может быть устойчивой только при тесных контактах и различных формах взаимодействия особей. Например: парнокопытные могут адекватно противостоять хищникам только сбиваясь в стадо, при этом на периферийные границы вытесняются старые и больные особи; в лесных сообществах, как правило, подрост деревьев лучше растет в группах и т. д.

Популяция как элементарная единица эволюционного процесса характеризуется, с одной стороны, *генетическим единством*, а с другой — *генетической гетерогенностью* в пределах единого генофонда. Гетерогенность создает важный для эволюции резерв наследственной изменчивости, определяющей приспособляемость популяции к условиям среды.

Биогеоценоз и популяции связаны чередой прямых и обратных связей, и в зависимости от функциональной значимости эти связи могут быть как прямыми, так и обратными. Так, изменение биогеоценотической сре-

ды влечёт за собой изменение генетического состава и структуры популяции, её численности, плотности и ареала. В свою очередь, в процессе жизнедеятельности популяция воздействует на все уровни среды и, в частности, влияя на численность и структуру других видов, служит фактором, корректирующим эволюцию биогеоценозов.

Таким образом, популяция представляет собой не хаотичное скопление особей, а структурированное, целостное, устойчивое образование — надорганизменную систему, в границах которой генетическое и морфофизиологическое разнообразие особей в популяции, а также неоднородность и изменчивость (особенно в условиях природно-антропогенных экосистем) среды обитания (биогеоценозов) формируют структурно-функциональную общность популяций.

5.2.1.2. Динамика численности и плотности популяций

Численность популяции/вида определяется как общая численность или как число половозрелых особей, способных к размножению в каждом поколении — репродуктивный потенциал популяции (впервые это понятие было введено известным генетиком и статистиком **Р. А. Фишером**). При этом численность популяции существенным образом зависит от плотности как данной популяции, так и всего сообщества в биоценозе. «Стратегическая задача» любой популяции состоит в сохранении территории и оптимальной численности, которая определяется рождаемостью, смертностью, половой и возрастной структурой и факторами среды.

Рождаемость — это число особей — ΔN_n , родившихся в популяции за промежуток времени Δt . Различают абсолютную — $\Delta N_n/\Delta t$ (количество особей, родившихся в популяции за единицу времени) и удельную рождаемость — $\Delta N_n/N\Delta t$ (количество особей, родившихся в популяции за единицу времени, отнесенное к общему числу особей N в начале промежутка времени Δt) [25]. Поскольку в течение промежутка Δt величина рождаемости может варьировать, рождаемость высчитывают при $\Delta t \rightarrow 0$. В этом случае выражение $\Delta N_n/N\Delta t$ принимает вид $dN_n/Ndt = b$, где b — мгновенная удельная рождаемость. При этом рождаемость зависит от доли в популяции особей, принимающих участие в размножении, плодовитости и частоты репродуктивных циклов.

В естественных условиях рождаемость в каждой популяции уравновешена характерной для нее смертностью. *Смертность* характеризует скорость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, паразитов, генетической и физиологической неполноценности, старости и т. п. и может быть определена как число особей ΔN_m , погибших за время Δt . Аналогично оценке рождаемости, различают абсолютную ($\Delta N_m/\Delta t$), удельную ($\Delta N_m/N\Delta t$) и мгновенную удельную смертность ($d = dN_m/Ndt$). Разность рождаемости и смертности (r) — это скорость на-

блюдаемого изменения численности популяции. Соответственно основное уравнение динамики численности популяции записывается как $r = b - d$. В стабильной популяции темпы рождаемости и смертности сбалансированы. Причины вымирания организмов многочисленны (скорость размножения, сокращение естественных мест обитаний, инвазийные виды, антропогенные воздействия и т. д.). Но очевидно, что к концу XX в. скорость вымирания видов на 2–3 порядка превысила аналогичный показатель до палеолита. Для каждого вида организмов существует некоторая максимально возможная продолжительность жизни, которая варьирует в очень широком диапазоне: от десятков минут у бактерий до нескольких тысячелетий у некоторых видов древесных растений (секвойя *Sequoiadendron giganteum* и сосна *Pinus longaeva*), и, как правило, продолжительность жизни крупных животных и растений намного больше, чем мелких [25].

Основной принцип экспоненциального роста популяций был известен уже очень давно — о нем упоминали **Ж. Бюффон** и **К. Линней**, о геометрической прогрессии как законе роста народонаселения писал **Т. Мальтус**. Если в соответствии с моделью экспоненциального роста рассчитать численность бактерий, то получится, что потомство одной бактериальной клетки через 36 часов может покрыть весь земной шар сплошным слоем толщиной 30 см, а еще через 2 часа толщина этого слоя возрастет до 2 м. Неприемлемость этого закона в реальных условиях очевидна (кстати, исследователи XVII–XVIII вв. использовали его для описания потенциальных возможностей популяций).

Возрастная структура отражает соотношение различных возрастных групп в популяциях, в зависимости от продолжительности жизни, времени наступления половой зрелости, числа потомков в помете, количества потомств за сезон и т. д. Поэтому устойчивая популяция включает все возрастные группы: размножаясь, особи обеспечивают популяции длительное существование, что отличает популяцию от отдельных организмов, жизнь которых ограничена во времени. В жизненном цикле особей обычно выделяют три возрастных периода: предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный.

В 20-х гг. XIX в. **Р. Перль** ввел в экологию понятие «кривых выживания» и выделил три основных типа популяций:

- 1 тип («кривая дрозофилы») — в течение большей части жизни смертность ничтожно мала, а все особи погибают за короткий промежуток времени. Такая ситуация возможна для многих насекомых, которые выходят из куколок, а после откладки яиц массово гибнут.
- 2 тип («тип устрицы») — массовая гибель особей в начальный период жизни, и относительно низкая смертность оставшихся. Данный тип широко распространен и характерен практически для всех r -стратегов.
- 3 тип — в течение каждого возрастного интервала гибнет одна и та же доля от общей численности популяции. Этот тип выживания встреча-

ется среди рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений и т. д.

Половая структура отражает соотношение мужских и женских особей в популяции. Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по половой принадлежности в соотношении 1 : 1. В силу разного уровня жизнеспособности мужских и женских особей это первичное соотношение полов при оплодотворении часто заметно отличается от вторичного (смертность при рождении) и тем более от третичного, характерного для половозрелых особей. Например, в популяциях человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек / 106 мальчиков, к 16–18 годам — становится равным (1 : 1), к 50 годам — 100 женщин / 85 мужчин, а к 80 годам соотношение — 100 женщин / 50 мужчин. Преобладание доли самок над самцами, исключая некоторые ответвления партеногенеза, обеспечивает более интенсивный рост популяции. Поэтому изменение половой структуры популяции отражается на ее роли в экосистеме, так как самцы и самки многих видов отличаются друг от друга по характеру питания, ритму жизни, поведению и т. д. (например, самки некоторых видов комаров, клещей и мошек являются кровососущими, в то время как самцы питаются соком растений или нектаром). Важная роль в регуляции численности и плотности популяции принадлежит эволюционным факторам (см. «Половой отбор»). Существует ряд биологически сложившихся механизмов регуляции половой структуры популяций: посредством хеморегуляции (например, головастики выделяют в воду вещества, которые задерживают рост других головастиков), изменения в физиологии и поведении при увеличении/уменьшении плотности популяций, рост вероятности передачи инфекций с ростом плотности популяции и др.

Факторы среды. Выделяют два основных типа изменений среды обитания: циклические, связанные со сменой времени года, приливами и отливами, изменением времени суток, и нерегулярные (хаотические) изменения, связанные с природными и антропогенными кризисными ситуациями. Но в обоих случаях можно найти обобщающие закономерности:

1. Жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией в потоке энергии и совокупном единстве среды и населяющих ее организмов (*Закон единства «организм — среда» Вернадского*). Согласно принципу Ле-Шателье, экосистемы способны нивелировать значительные неблагоприятные воздействия внешних факторов, но это возможно в том случае, когда флуктуации являются подпороговыми. Если же пороговый уровень преодолен, процесс становится необратимым. Например, замена естественной растительности на значительных пространствах в течение длительного времени сельскохозяйственными угодьями приводит к уничтожению биоценозов (в данном случае этот временной интервал напрямую связан с осо-

бенностями экосистем). Так, на месте саванны в Северной Африке примерно 10 тыс. лет назад образовалась пустыня Сахара. Как очевидно, речь опять идет о нелинейных пороговых системах, ответ которых происходит по принципу — все или ничего.

2. Экологические факторы действуют совместно и неаддитивно (*Закон совместного действия факторов*). Поэтому отсутствие/недостаток одних экологических факторов может быть компенсирован другими близкими по воздействию на организм или популяцию факторами (*Закон компенсации факторов Рюбеля*). Например, некоторая недостаточность освещенности может быть скомпенсирована для растений обилием углекислого газа. Совместное воздействие факторов сильнее всего проявляется на наиболее уязвимых фазах развития систем и их элементов. Оптимум для одних процессов оборачивается пессимумом для других (например, температура воздуха в диапазоне 40–45 °С у холоднокровных животных увеличивает скорость обменных процессов, но тормозит двигательную активность, а для многих рыб оптимальная для созревания потомства температура воды неблагоприятна для метания икры). В случае воздействия на уровне особи изменчивость определяется, в первую очередь, ее генетическими, половыми и возрастными особенностями. Так, особи разного пола одного вида часто обладают различной степенью толерантности к различным экологическим факторам, например антропогенным.
3. Лимитирующим фактором устойчивости организма (популяции/вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину толерантности организма (популяции/вида) к данному фактору (*Закон толерантности В. Шелфорда*). Чем шире оптимальный диапазон и уже зоны угнетения колебаний воздействующего фактора, тем выше устойчивость организма (популяции/вида) к его воздействию, которую принято выражать посредством численности популяции (рис. 5.13). При этом, согласно Ю. Одуму, организмы могут иметь широкий диапазон устойчивости в отношении одного экологического фактора и низкий диапазон в отношении другого. Более того, если условия по какому-либо экологическому фактору становятся неоптимальными, диапазон толерантности может сузиться и в отношении других факторов среды (особенно в наиболее уязвимые или кризисные периоды жизни организма). Поэтому наиболее распространены организмы с широким диапазоном толерантности [28].

По характеру реакции на изменение условий среды обитания организмы делятся на две основные группы — стенобионтов и эврибионтов. К *стенобионтам* относятся организмы, способные существовать лишь в узком диапазоне изменения факторов среды, т. е. при относительно постоянных условиях (например, австралийский сумчатый медведь коала может жить только на ветвях тех видов эвкалиптов, листьями которых он питается),

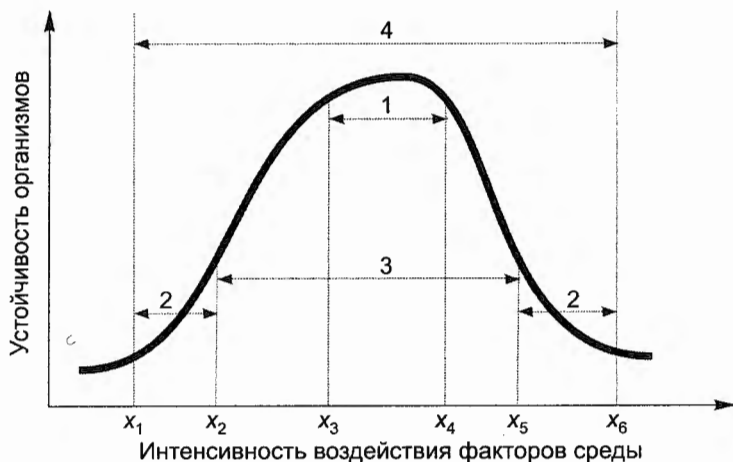


Рис. 5.13. Устойчивость организмов (популяций/видов) от интенсивности воздействия факторов среды: 1 ($x_3 - x_4$) — диапазон оптимальных параметров; 2 ($x_1 - x_2, x_5 - x_4$) — диапазоны зон угнетения; 3 ($x_2 - x_5$) — диапазон зоны нормальной жизнедеятельности; 4 ($x_1 - x_6$) — диапазон предела выносливости

поэтому стенобионтность обуславливает локализованное распространение видов/популяций. А к *эврибионтам* относятся организмы, способные существовать в широком диапазоне изменения факторов. Эврибионты характеризуются экологической пластичностью (например, ряд животных существует в широком диапазоне гидростатического давления, больших сезонных колебаний температуры или солёности воды — обитатели эстуариев рек). Эврибионтность увеличивается способностью популяции переносить неблагоприятные условия в состоянии анабиоза (многие бактерии, споры и семена большинства растений, взрослые многолетние растения холодных и умеренных широт и др.) или спячки (гибернирующие млекопитающие). Кроме того, эврибионтность может проявляться на разных стадиях развития организма (у стрекоз личинки ведут водный образ жизни, а взрослые особи — наземный). Иногда взрослые особи бывают более эврибионтны, чем ранние стадии их развития (например, у некоторых водных беспозвоночных и рыб), что обусловлено стратегией выживания популяции. В целом степень эврибионтности вида выше, чем отдельных популяций, особей или стадий развития, поскольку вид — самая обобщающая ступень в этой иерархии, и чем более распространен вид, тем выше его эврибионтность.

Часто воздействие многих факторов незначительно или косвенно. Так, даже в периоды полнолуния лунного света недостаточно для фотосинтеза, поэтому его значение для растений и животных долгое время считалось ничтожным. Но в 80-е гг. XX в. была обнаружена связь динамики численности массовых видов планктонных ракообразных (*Bosmina longirostris*, *Diapha-*

nosoma excisum, *Eudiaptomus* sp. и др.) с фазами луны (максимумы колебаний численности соответствовали полнолуниям). Причиной этой зависимости оказались колебания интенсивности выедания ракообразных пресноводными сардинами (*Limnothrissa miodon*), питание которых, как и большинства рыб, зависит от освещенности. Ракообразные совершают вертикальные миграции, поднимаясь в темное время суток к поверхности, где слои богаты пищей, а светлое время суток проводят на большой глубине, прячась от рыб. Рыбы тоже совершают вертикальные миграции, следуя за «кормом». Но в безлунные ночи скопления рыб рассредоточиваются, а по мере усиления лунного освещения эти скопления сохраняются и ночью, причем в зонах концентрации пищи. Таким образом, в периоды полнолуний происходит снижение численности планктонных ракообразных, а в другие периоды — увеличение. Налицо не прямое воздействие фактора среды [25].

Неоднозначна роль необходимых организмам компонентов окружающей среды. Известно, что атмосферный кислород необходим для дыхания всем аэробам. Но если организмы суши, как правило, не испытывают в нем недостатка (мы не рассматриваем экстремальные условия), то в водной среде дефицит кислорода — довольно частое явление. Причем одни виды, прежде обитающие в хорошо аэрируемых условиях ручьев (форель), не выносят даже незначительного понижения концентрации кислорода, а другие (зарывающиеся в придонный ил личинки комаров *Chaoborus* и др.) способны долгое время находиться в среде, почти лишенной кислорода. Однако и в этом случае существует свой диапазон устойчивости. Так, рост большинства аэробных бактерий прекращается при концентрации кислорода 40–50 %. К ним относятся облигатные (строгие) аэробы (например, некоторые виды псевдомонад), использующие кислород в качестве акцептора электронов. А другие аэробные микроорганизмы (микроаэрофилы) гибнут на воздухе, так как могут развиваться при концентрации кислорода только порядка 2 % (в 10 раз ниже, чем в атмосфере). Обычно такие требования к внешним условиям связаны с метаболической активностью организмов (кислород ингибирует нитрогеназу, гидрогеназу и другие ферменты), поэтому при концентрации кислорода более 2 % невозможны окисление водорода, азотфиксация некоторые другие процессы. Если же в среде есть связанный азот и органические соединения, то и азотфиксаторы, и водородоокисляющие бактерии хорошо развиваются и при десятикратном увеличении содержания кислорода [29]. Налицо неаддитивный характер воздействия различных факторов.

К основным факторам среды, влияющим на численность популяций, принято относить температуру, освещенность и влажность.

Температура. В ходе эволюции у организмов выработались разнообразные биохимические, морфологические и физиологические адаптационные механизмы регулирования метаболизма при изменениях температуры среды (за счет биоантифризов, изменения состава, концентрации и активности

ферментов и др.). Так, температурный интервал жизни белков, в среднем, 0–50 °С, однако ряд организмов сохраняют активное существование при температуре, выходящей за указанные пределы (например, сине-зеленые водоросли существуют при +85,2 °С в Северной Америке и при +77 °С в горячих ключах на Камчатке, клетки дрожжевых грибов — при +90 °С).

По отношению к температуре среды все организмы принято подразделять на несколько экологических групп: эвритермов (существующих в широком диапазоне температур) и стенотермов (существующих в узком температурном диапазоне); криофилов (холодолюбивых) и термофилов (теплолюбивых); гомойотермов (способных при изменении температуры среды поддерживать внутреннюю температуру организма на относительно постоянном уровне) и пойкилотермов (температура организма зависит от температуры среды). В основе всех реакций организма, зависящих от температуры, лежат биохимические процессы, поэтому для них применимо правило зависимости скорости реакции от температуры — закон Вант-Гоффа (первого лауреата Нобелевской премии по химии в 1901 г.), согласно которому, при повышении температуры на 10 °С скорость реакции увеличивается в 2–4 раза, что особенно важно в периоды спячки и анабиоза. Вследствие этой зависимости у гомойотермных животных сформировалась высокая способность к химической терморегуляции процессов метаболизма. А пойкилотермным животным часто помогают выживать при низких температурах биологические антифризы, понижающие точку замерзания плазмы крови (например, у насекомых при низких температурах роль антифриза играет глицерин, содержание которого в тканях организма меняется в зависимости от сезона: зимой его концентрация возрастает, замещая до 80 % воды, а летом падает). Относительная теплопродукция у мелких животных выше. Это связано с тем, что с уменьшением размеров возрастает отношение поверхности тела к его объему или массе.

В отличие от растений, животные обладают более разнообразными способами температурных адаптаций, к которым относятся:

- физическая терморегуляция — изменение уровня теплоотдачи за счет способности удерживать тепло или рассеивать его избыток с помощью различных морфологических приспособлений (волосистой и перьевой покровы, распределение жировых запасов, строение кровеносной системы, испарение);
- химическая терморегуляция — активное увеличение теплообразования как ответная реакция организма на понижение температуры среды, например, за счет разобложения окислительного фосфорилирования у высших организмов (следует отметить, что физическая терморегуляция экологически более выгодна, чем химическая, поскольку осуществляется не за счет дополнительной выработки тепла, а за счет сохранения его в организме);

- этологические приспособления, направленные на создание необходимого микроклимата.

Освещенность. Из ультрафиолетового излучения до поверхности Земли доходят только длинноволновые составляющие, а коротковолновые, губительные для организмов, практически полностью поглощаются на высоте около 25 км озоновым слоем. Но и лучи ультрафиолетового спектра в больших дозах вредны для организмов, а в меньших дозах оказывают мощное бактерицидное действие и вызывают образование витамина D. Инфракрасные лучи оказывают тепловой эффект, а излучение в видимом спектре приносит около 50 % суммарной энергии.

Видимый свет для автотрофных и гетеротрофных организмов имеет разное экологическое значение. Но иногда резкой границы между ними провести не удастся. Так, одноклеточная эвглена на свету является автотрофом, а в темноте — гетеротрофом. На суше для высших автотрофных растений условия освещения практически везде благоприятны, но в водной среде света гораздо меньше. По мере роста глубины, убывание светового потока связано с поглощением его водой (поглощение света зависит от степени прозрачности воды), при этом световые лучи разной длины волны поглощаются неодинаково и улавливаются разными группами организмов.

Растения используют свет не только в качестве источника энергии, но и для газообмена, размножения, обмена веществ, формообразования (часто у растений наблюдаются искривления, связанные с оптимальным использованием светового потока листьями — фототропизм). По отношению к условиям освещенности растения принято делить на *гелиофитов* (светолюбивых), *сциофиов* (тенелюбивых) и *факультативных гелиофитов* (способных обитать при разных условиях освещенности). Наиболее общей формой адаптации растений к максимальному использованию солнечной радиации является пространственная ориентация листьев. В зависимости от климатических условий, эта ориентация делится на вертикальную (солнечный свет наиболее полно поглощается при увеличении угла наклона к освещаемой поверхности, т. е. в утренние и вечерние часы), горизонтальную (угол наклона к освещаемой поверхности порядка 90°) и диффузную (расположение листьев в разных плоскостях позволяет в течение дня наиболее полно использовать освещенность). Среди животных также различают *эврифотов* и специализированных *стенофотов*, а также светолюбивые (*фотофилы*), тенелюбивые (*фотофобы*) виды. Свет для животных и человека, в первую очередь, необходим для зрительной ориентации в пространстве. Важную роль в жизни животных и растений играет фотопериодизм — реакция организмов на продолжительность и ритм чередования темного и светлого периодов суток.

Влажность. Жизнь возникла в море, и биохимические и физиологические процессы жизнедеятельности всех организмов также протекают в

водной среде органов, тканей и клеток. Содержание воды в организме наземных животных составляет 45–95 %, а в тропосфере — 99 %. Для наземных организмов очень важно содержание водяного пара в атмосфере. Влажность воздуха в атмосфере Земли колеблется в широких пределах: у поверхности, в среднем, от 0,2 % по объёму в высоких широтах до 2,5 % в тропиках. Низкие значения относительной влажности (до 50 %) характерны для субтропических и тропических пустынь и в зимний период для муссонных районов.

Среди основных адаптаций растений к изменению влажности выделяют: уменьшение потери влаги (превращение листьев в колючки или иглы, преобразование устьиц, сбрасывание листьев и др.), увеличение поглощения воды (длинные вертикальные корни, обширная горизонтальная корневая система). Регулирование животными водного баланса осуществляется посредством поведенческих, морфологических (личинки насекомых, живущие во влажной среде — воде, почве, древесине и др., в основном, лишены эпикутикулы, а возникновение ороговевшего эпидермиса у рептилий было связано с освоением ими суши) и физиологических (регулирование количества метаболической воды, потоотделение и удаление воды со слизистых оболочек) адаптаций.

Теоретически любая популяция способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В идеальном случае скорость роста популяции постоянна (экспоненциальный рост) и зависит только от величины *биотического потенциала*, отражающего теоретически возможное число потомков от одной пары (или одной особи) за определенный промежуток времени (за весь жизненный цикл или за год). У разных видов величины биотического потенциала резко отличаются. Например, у крупных млекопитающих за год максимально численность может возрастать лишь в 1,05–1,1 раза, у многих насекомых и ракообразных — в 10^{10} – 10^{30} раз, а у бактерий еще больше. В реальных условиях экспоненциальный рост популяций наблюдается крайне редко и его периоды, как правило, кратковременны. Например, он был отмечен для популяции кролика, завезенного в Австралию, обладающую неограниченными пищевыми и пространственными ресурсами и отсутствием специфических хищников. В естественных экосистемах *динамика численности популяции* определяется множеством механизмов, способствующих реализации биотического ее потенциала. Поэтому реальный рост численности популяции протекает в соответствии с логистической кривой.

Таким образом, в рамках понятия «самоорганизации» возможны четыре механизма торможения роста численности: стрессы, миграция особей с обжитых мест на менее благоприятные для жизни периферийные или удаленные территории, изменения генетического состава популяции, (в частности, замена быстро размножающихся генотипов медленно размножающимися) и уменьшение ресурсов [25].

5.2.1.3. Стратегии размножения как основа сохранения популяций

Всем организмам приходится расходовать энергию и ресурсы на размножение. Как утверждает теория эволюции, природа берет на вооружение те репродуктивные стратегии, которые позволяют произвести наиболее приспособленное (преуспевающее, в трактовке человека) потомство. Поэтому в природе существуют две противоположные репродуктивные стратегии: стратегия r и стратегия K , и выбор в пользу одной из них зависит от условий окружающей среды.

K -стратегия характерна для видов/популяций, обитающих в среде с условиями, приближенными к постоянным, т. е. в среде, для которой характерны незначительные колебания основных параметров. В этом случае успех размножения определяется, главным образом, конкуренцией между взрослыми особями, поэтому наиболее перспективной оказывается стратегия сосредоточения ресурсов в нескольких потомках и сохранения их до того момента, когда они смогут вступить в конкурентную борьбу. (Название связано с тем, что, как было сказано выше, в этом случае размер популяции близок к *потенциальной емкости* экосистемы, обозначаемой символом K .) К видам, размножающимся в соответствие с K -стратегией, относятся все хищники, многие реликтовые насекомые, саранча в одиночной фазе, все хвойные, дуб монгольский, орех маньчжурский, лещины, клены, разнотравье, осоки и др. Но наиболее полно эта стратегия представлена у приматов и человека. К основным признакам K -стратегов относятся: низкая плодовитость, значительная продолжительность жизни, крупные размеры особей и семян, мощные корневые системы, высокая конкурентоспособность, высокая специализация образа жизни, часто наблюдаемая доминантность в биогеоценозах. Скорость размножения K -стратегов падает по мере приближения к пороговой плотности популяции и растет при низкой плотности.

Диаметрально противоположная стратегия r реализуется в среде со значительными отклонениями основных параметров от оптимального для жизни организмов значения. В неустойчивой окружающей среде популяция начинается с низкого уровня с последующим экспоненциальным ростом численности. В такой среде периодически наблюдается массовое вымирание с последующим быстрым ростом численности популяции. В периоды роста численности популяции между собой конкурируют в основном молодые организмы, поэтому наилучшей оказывается стратегия многочисленного потомства, готового занять освободившуюся нишу. Такая стратегия оправдывает себя и во время периодических стихийных бедствий, поскольку летальный исход обычно связан не с конкурентными преимуществами, а с более или менее случайными событиями. Таким образом, забота о потомстве не дает никакого преимущества, поскольку выживание детенышей в реальности не зависит от вложенных в воспитание родительских усилий.

И хотя лишь очень немногие представители потомства смогут выжить в нормальных условиях среды, оно быстро возьмет верх в условиях массового вымирания в других популяциях в критических условиях. К *r*-видам относятся: бактерии, все однолетние растения (сорняки), многолетние растения (многие злаки, полынь, ивы, березы белая и каменная, осина, лиственница), насекомые-вредители (тли, листоеды, стволовые вредители, стадная фаза саранчи). Для вида, реализующего *r*-стратегию, гораздо важнее скорость размножения, нежели потенциальная емкость экосистемы — они «берут» не качеством, а количеством. Таким образом, к основным признакам *r*-стратегов относятся: высокая плодовитость, короткое время регенерации, высокая численность, обычно малые размеры особей (у растений мелкие семена), малая продолжительность жизни, кратковременность мест обитаний, низкая конкурентоспособность.

Следует отметить, что эти стратегии не являются взаимоисключающими. Так, *r*-стратеги быстро и в больших количествах заселяют новые территории (например, инвазийные виды), но, как правило, в течение жизни одного-двух поколений сменяются *K*-стратегами. А у деревьев наблюдаются такие присущие *K*-стратегии черты, как долголетие и большая конкурентоспособность, но в процессе регенерации они вырабатывают тысячи плодов и распространяют их на значительных территориях, что присуще *r*-стратегам. В экосистемах, нарушенных в результате экологических катастроф, *r*- и *K*-стратегии играют очень важную роль в восстановлении баланса экосистемы — экологической сукцессии. Как правило, в этих условиях первичную роль, благодаря своей высокой репродуктивности, играет *r*-стратегия, но по мере обретения системой устойчивости постепенно на первый план выходит *K*-стратегия.

Со стратегией размножения *Homo sapiens* тоже не все однозначно. Поскольку человеческое сообщество неоднородно в своем развитии, к группе *K*-стратегов с полным основанием можно отнести только население экономически развитых стран. Что же касается многочисленного населения слаборазвитых регионов, то здесь явно прослеживаются черты *r*-стратегии (высокая скорость размножения, относительно короткое время жизни поколения, ввиду значительной смертности, и расселение на территории более развитых государств). В качестве примеров можно привести миграции из стран Азии, Африки и Южной Америки в Европу и Северную Америку, из сельскохозяйственных регионов в крупные города. Попадая в иные социально-экономические условия, представители этих стран достаточно быстро адаптируются к новым для них ценностям и примыкают к *K*-стратегам. Что же касается причин смены стратегий в условиях катаклизмов, то достаточно вспомнить многочисленные исторические примеры резкого всплеска рождаемости после войн. Но как только наступали периоды стабильности, этот показатель достаточно быстро (в течение 1–2-х поколений) снижался. Адекватная картина наблюдается и

в условиях быстрого экономического роста государств, ранее слабо развитых: в последних десятилетиях XX в. это Мексика, Китай, Индия, Япония. Таким образом, несмотря на принципиальные различия, обе стратегии направлены на максимальное в сложившихся условиях размножение на осваиваемой ими территории.

5.2.1.4. Способы размножения

Спектр размножения в популяциях очень широк — от самооплодотворения до свободного неродственного скрещивания. К промежуточным способам относят: свободное скрещивание между близкими соседями; инбридинг (скрещивание близкородственных форм в пределах одной популяции), приводящий к повышению постоянства фенотипических признаков в потомстве (самая крайняя форма инбридинга — самооплодотворение); сочетание неродственного скрещивания с самоопылением, как у гермафродитных, но самосовместимых цветковых растений и т. д. Рассмотрим основные формы размножения.

Половому размножению способствуют защитные приспособления — морфологические, физиологические и этологические особенности популяций, обеспечивающие их стабильное существование и воспроизводство. К *морфологическим защитным приспособлениям* относятся все типы покровительственной окраски и формы (но приспособительный характер покровительственной окраски и формы относителен, так как при изменении условий обитания они теряют своё защитное значение), а также органы пассивной и активной защиты от врагов (включая физиологические и этологические защитные приспособления).

Некоторые животные обладают врожденным знанием об опасности, исходящей от хищников, а другие вынуждены приобретать его в течение жизни. Первый вариант «работает» только для жертв, живущих в относительно постоянных условиях и, следовательно, из поколения в поколение подвергающихся нападению одних и тех же хищников. Если же условия обитания часто меняются или поведение хищников усложняется, то гораздо более «выгодным» становится способность к обучению. Многие виды лягушек откладывают икру в разных водоемах — от мелких луж до больших озер, и их головастики подвергаются угрозе со стороны разных хищников в зависимости от особенностей среды. Но их окружают не только «свои» хищники, но «чужие», поэтому *этологические защитные приспособления* должны быть сбалансированы реакцией на разных хищников. При распознавании хищников у головастиков срабатывает «способность к обобщению», и такое обучение происходит очень быстро (как правило, достаточно одной встречи с агрессором). Но эта способность не означает наличия интеллекта у головастиков. Просто условные рефлексы всегда в той или иной степени обобщают информацию: если рефлекс выработался

на какой-то определенный фактор, то другой очень похожий фактор, скорее всего, вызовет такую же реакцию. И чем сильнее будет отличаться новый фактор от «выученного», тем слабее будет реакция [30].

Но обучение может быть и не столь прямым, а посредством срабатывания генетической информации: «рефлексы» приобретаются не путем обучения, а за счет мутаций и отбора в длинной череде поколений. Основы генетики поведения были заложены еще в IV в. Блаженным Августином, отметившим, что у рыбок не только внешность, но и поведение потомков напоминает родительское. Оказалось, что в пределах одного и того же вида разные особи обнаруживают различные способности к обучению и запоминанию, связанные с различиями в эффективности функционирования нервных сетей. Ярким примером взаимосвязи генетической детерминации с формами поведения являются наблюдения над осами *Habrobracon*: самцы ухаживают за самками *Habrobracon*, а самки парализуют жалом личинки огневки мельничной. У половых мозаиков осы в ткани мозга участки клеток, характерных для самцов, перемешаны с участками генетически отличных клеток самок, поэтому этологические нормы могут кардинально меняться — самцы пытаются ухаживать за личинками огневки и жалить своих самок. Таким образом, способности к обучению, формирующиеся в ходе индивидуального развития организма, осуществляются не только под действием генетического материала, но и под воздействием внешней среды, и способны как благоприятствовать реализации наследственной информации, так и блокировать ее на определенных этапах развития организма.

Половой диморфизм (анатомические различия между самцами и самками одного и того же биологического вида) у животных, как правило, выражается в различиях по двум группам половых признаков: первичным признакам, непосредственно относящимся к размножению, и вторичным — способствующим поиску брачных партнеров (размеры всего организма и его частей, физическая сила, украшения и демонстрационное поведение). Казалось бы, вторичные половые признаки не играют существенной роли в процессе естественного отбора, поскольку они не являются признаками, благоприятными для всего вида и необходимыми атрибутами в процессе размножения. Но они повышают вероятность успешности спариваний для тех самцов, которые ими обладают. Возникновение разнообразных вторичных половых признаков есть результат взаимодействия различных процессов. Украшения, демонстрации, песни и запахи могут служить как стимуляторами при ухаживании, так и специфическими опознавательными сигналами, и эти признаки могли возникнуть в результате отбора, направленного на создание репродуктивной изоляции и полового отбора. Многие из особенностей внешнего вида делают особей легко заметными для хищников и, тем не менее, они очень широко распространены в природе. Следовательно, преимущества, которые дают эти особенности в соперничестве за обладание особями другого пола значительно более ценны, чем их

недостатки. Эти резко выделяющиеся внешние признаки развиваются преимущественно у самцов. Самец, который живет недолго, но, благодаря своей яркой внешности, производит много потомков, гораздо более ценен для популяции, чем тот, который живет долго, но оставляет малочисленное потомство. А у многих видов животных подавляющее большинство самцов и вовсе не участвуют в размножении. Еще до спаривания между самцами возникает жесточайшая конкуренция за самок — прямая (проявляется в виде борьбы за территории или турнирных боев) и косвенная (обусловлена выбором самок). При косвенной конкуренции самцы демонстрируют яркую атрибутику внешнего вида или сложное поведение ухаживания.

У большинства видов животных выбор брачного партнера осуществляется преимущественно самками, потому что, выбирая ярких и сильных самцов, прагматичные самки выбирают хорошие гены для своих потомков. Если же заботу о потомстве берет на себя самец, тогда уже не самцы, а самки стараются привлечь внимание потенциального партнера ритуальными танцами (например, у страусов). Возможен и третий вариант: забота о потомстве обоюдна (самка присматривает за икрой, самец охраняет территорию), тогда разборчивы оба партнера. Однако у ряда животных, и у человека в том числе, при формировании брачных пар наблюдается выбор себе подобных — «положительная ассортативность» (и в этом случае часто наблюдается предпочтение близких родственников) [31].

Установлено, что *самооплодотворяющиеся виды* размножаются, при прочих равных условиях, вдвое быстрее, чем *раздельнополые* (включая половое и перекрестное размножение). Кроме того, при бесполом размножении, во-первых, отсутствуют проблемы, связанные с поиском полового партнера, а во-вторых, каждая особь передает своим потомкам все свои гены (а не половину как при половом), следовательно, оптимальные геномы наследуются всеми потомками данной особи.

Перекрестное оплодотворение встречается не только у раздельнополых организмов. Например, многие беспозвоночные являются гермафродитами, оплодотворяющимися перекрестно, и у растений, как известно, перекрестное опыление обоеполюх особей тоже встречается повсеместно.

Одной из форм полового размножения организмов является *партеногенез*, возникший в процессе эволюции организмов у раздельнополых форм. В этом случае женские половые клетки развиваются без оплодотворения, и самки могут обладать удвоенным, утроенным и даже учетверенным набором хромосом, а у некоторых рыб и того больше. В размножении могут участвовать и самцы (даже самцы другого вида), но при этом слияния материнской и отцовской гамет не происходит, отцовская гамета только инициирует развитие яйцеклетки с материнским набором хромосом. Одно из главных биологических преимуществ партеногенеза заключается в способности всех особей оставлять потомство, что способствует ускорению темпа размножения вида. А в тех случаях, когда из оплодотворенных яйцеклеток развиваются самки, а из

неоплодотворённых — самцы, партеногенез способствует регулированию численных соотношений полов (например, у пчёл). Так, в настоящее время известно около 70 видов рыб, амфибий и пресмыкающихся, в популяциях которых самки способны производить потомство без самцов.

Ученые пришли к выводу, что в основе этого способа размножения лежало близкородственное скрещивание различных видов, обеспечивающее кратное увеличение числа хромосом в гаметах матери и отца. Предложено три варианта возникновения партеногенеза:

1. В яйцеклетке при созревании не происходило деления диплоидного набора хромосом, в результате чего набор хромосом так и оставался двойным. Поэтому в отцовской гамете не было необходимости, и она, даже попав в половые пути самки, отмирала, а потомство получало диплоидный материнский набор хромосом.
2. Самки с диплоидным набором хромосом в яйцеклетке всё же скрещивались с нормальными самцами, дающими гаплоидные гаметы. В результате потомство получалось триплоидным. Далее триплоидные самки давали однополое триплоидное потомство.
3. Существуют и тетраплоидные самки, которые производят тетраплоидное потомство.

Изучение ящериц показало, что разнообразие полиплоидных наборов хромосом приводит к столь значительным внешним различиям, что двуполые и однополые популяции со сходным первичным набором хромосом считались разными видами. **И. С. Даревский**, первооткрыватель этого явления у ящериц, предполагал, что размножение без самцов — всего лишь механизм выживания вида при большой разреженности особей, благодаря которому одинокая самка, не встретив в подходящее время самца, способна продолжить свой род [32]. Но возможно и другое мнение — партеногенез является одним из механизмов появления новых видов: особи двух видов, скрещиваясь, удваивают свой хромосомный набор, в результате чего появляется генетически и морфологически новый вид. [33] Новый виток дискуссии о значении партеногенеза дало открытие бесполого размножения у варанов, партеногенетическое потомство которых представлено исключительно самцами, а самки появляются только при половом размножении [34].

Зачем же нужно половое размножение и зачем нужны самцы, которые очень дорого обходятся популяции? Видимо, половое оплодотворение даёт такие преимущества, которые перекрывают даже двойной выигрыш в эффективности размножения, получаемый при отказе от самцов. Есть много гипотез о природе этих преимуществ. Но основная суть, видимо, состоит в следующем. Если у бесполого организма возникает вредная мутация, то она будет передаваться всем его потомкам из поколения в поколение (если не произойдет маловероятная обратная мутация). Поскольку у бесполок организмов отбор может отбраковывать только целые геномы

(достаточно большого размера — это существенно!), а не отдельные гены, в череде поколений может происходить неуклонное накопление вредных мутаций. И только в случае небольших геномов, например, у круглых червей, этот вид может позволить себе самооплодотворение [35]. (Хотя в биологической эволюции существуют примеры успешного отказа от полового размножения. Например, коловратки *Rotifera*, утратившие половое размножение десятки миллионов лет назад, до сих пор остаются процветающей группой, насчитывающей около 400 видов.)

Если же организмы размножаются половым путем или используют перекрестное оплодотворение, индивидуальные геномы постоянно рассыпаются и перемешиваются, а новые геномы формируются из фрагментов, ранее принадлежавших разным организмам. В результате возникает *генофонд* полиморфной популяции — совокупность всех генных вариаций (аллелей) определённой популяции — новая сущность, которая неприсуща бесполом организму. В этом случае гены получают возможность размножаться или выбраковываться независимо друг от друга, и, в результате, популяция использует все свои аллели для оптимального приспособления к окружающей среде. Таким образом, при половом типе размножения ускоряется накопление полезных мутаций и изъятие вредных — действительная помощь популяциям в процессе адаптации [35]. Кроме того, самки путем тщательного отбора партнеров дополнительно повышают эффективность отбраковки вредных и накопления полезных мутаций. Согласно теории «оптимального аутбридинга» (одна из форм неродственного отбора, дающая гибриды), виды/популяции, размножающиеся половым путем, должны предпочитать партнеров с промежуточной степенью генетического родства: не слишком близких, но и не слишком дальних [36]. Таким образом, изложенный материал позволяет сделать вывод о том, что половое размножение стало выдающимся достижением биологической эволюции, существенно повысившим устойчивость таксонов.

5.2.1.5. Пространственно-временные характеристики распределения популяций

Известно, что наиболее эффективно система функционирует в некоторых характерных только для неё пространственно-временных пределах (*закон оптимальности*), а оптимальный размер системы соответствует ее структуре и функциям. В зависимости от сочетания (в определенном временном интервале) внутренних и внешних условий, все популяции могут формировать достаточно устойчивые пространственно-временные или мобильные сообщества. (Достаточно вспомнить, что некоторые саранчовые в одни периоды склонны к резким миграциям, а в другие — к «оседлому» существованию, в течение которого наблюдаются вспышки численности.) Любые факторы среды, ограничивающие распространение популяций в пространстве, в той или иной мере являются регуляторами их динамики во

времени. И чем более нестабильна среда обитания, тем больше вероятность пространственно-временной вариабельности самой популяции. Таким образом, характер пространственно-временного распределения и динамика численности популяций оказываются достаточно тесно связанными. Ареал вида может охватывать территории до нескольких континентов и океанов, а популяции — небольшие изолированные экосистемы (до нескольких километров или даже метров, в зависимости от степени изоляции и распространенности популяции), но в любом случае существуют общие закономерности пространственного распределения популяций.

Пространственно-временное распределение популяций принято рассматривать в зависимости от взаимосвязи между особями в популяции и характера распределения.

В соответствии с 1-м типом, основанным на социальных и трофических взаимосвязях в пределах одной популяции и между популяциями, распределение подразделяется на случайное, групповое и равномерное (рис. 5.14). *Случайное распределение* характеризуется неравномерностью распределения особей в пределах популяции, свойственной начальному периоду расселения, и, следовательно, слабо выраженными взаимосвязями между особями (рис. 5.14 а). Этот тип характерен для популяций животных, у которых слабо выражены социальные связи, или на начальном этапе расселения инвазийных видов, испытывающих значительное угнетение со стороны аборигенов, которые на этом этапе определяют особенности сообщества. *Групповое распределение* встречается наиболее часто и отражает неоднородность условий обитания или разные онтогенетические (возрастные) закономерности популяции (рис. 5.14 б). Существенно, что при групповом распределении обеспечивается наибольшая устойчивость популяции (стадо, стая, колония и т. д.), поскольку в этом случае существует достаточно прочная взаимосвязь между особями. Так, группами расселяются социальные животные и человек, поскольку выстроенные ими внутригрупповые связи требуют общности территории. И чем сложнее сеть этих связей (по вертикали, горизонтали и этологической специфике), тем больше территория обитания. *Равномерное распределение* в природе встречается не часто и характерно для большинства хищников, ведущих активный образ жизни, а также вторично-го одновозрастного древостоя в результате смыкания крон (рис. 5.14 в).

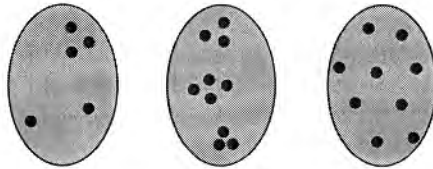


Рис. 5.14. Пространственно-временное распределение популяций в соответствии с 1-м типом распределения

2-й тип пространственного распределения популяций зависит как от природных, так и от антропогенных факторов, и подразделяется на три основные территориальные группы: большие непрерывные, изолированные колониальные (популяции островного типа) и линейные популяции. *Большие непрерывные популяции* характерны для свободно скрещивающихся организмов и покрывают значительные территории (например, популяции злаков, растущих на площадях до сотен километров, человек, дрозофила, многие виды деревьев). В этом случае принято говорить о непрерывной географической изменчивости популяций. *Изолированные популяции* образуют череду территориально разбросанных, а потому разобщённых и часто малочисленных популяций (наземные животные, обитающие на архипелагах, островах и в горной местности; обитатели пресноводных озёр; организмы, ограниченные типом почвы или горной породы). *Линейные (одномерные) популяции* возникают в местах обитания, характеризующихся большой протяжённостью в одном измерении (вдоль русла реки, морского побережья и др.).

Адаптация. Когда мы говорим о пространственной организации биоценозов, то подразумеваем, что все виды/популяции характеризуются определёнными ареалами. Однако если рассматривать организмы микроскопических размеров, то установить границы этого ареала часто оказывается довольно сложно, поскольку все виды микроорганизмов могут быть обнаружены почти везде (так, гнилостные бактерии, осуществляющие разложение органического вещества, встречаются повсеместно). Но если от бактерий перейти к простейшим (одноклеточным эукариотам), то для них порой можно выявить определённые ареалы распространения. Эти ареалы, как правило, и очень обширны, особенно это касается организмов, живущих в океане, где нет барьеров между отдельными водными бассейнами. Результаты исследования пространственного распределения диатомовых водорослей выявили малые отличия в плотности и однородности распределения между их сообществами в Северной Атлантике и северной части Тихого океана, но значительные отличия от сообществ Южного океана. Объясняется эта дифференциация, в основном, недостатком азота в северных частях Атлантического и Тихого океанов и железа в Южном океане, воды которого к тому же более холодные и богаче биогенными элементами [37]. Таким образом, пространственное распределение организмов связано с адаптацией к условиям среды.

В основе адаптации популяций лежат регулирующие механизмы трёх типов:

1. *Биоценотическая адаптация* в основном выражается в трофических отношениях между организмами.
2. *Популяционная адаптация*, в основе которой лежат механизмы, тормозящие или ускоряющие (в зависимости от плотности популяции) интенсивность размножения, смертность и пространственное распределение.

3 *Индивидуальная адаптация* выражается в приспособлении обмена веществ на уровне особи к физико-химическим условиям среды (температуре, влажности, газовому составу, солёности и т. п.).

Адаптация «связывает» пространственное распределение и динамику численности популяций. Часто таким стимулирующим фактором является *стресс* — неспецифическая реакция организма или сообщества на специфическое воздействие, превышающее порог нарушения гомеостаза. Стресс как форма индивидуальной адаптации, испытываемый особями популяции ввиду роста ее плотности, нехватки пищевых ресурсов, территориальной недостаточности, резкого увеличения численности паразитов и хищников и т. д. является важным элементом саморегуляции популяционной численности. Термин был введен **У. Кенноном** и как особое направление в физиологии развит **Г. Селье** в 30–40 гг. XX в. (он называл данный механизм «*обцим адаптационным синдромом*»). Считается, что главная роль стресса — мобилизация сил организма (сообщества) в критической ситуации, но в действительности стресс, особенно длительный, часто снижает жизнеспособность. Вместе с тем то, что губительно для особи, может оказаться полезным для популяции как экосистемной единицы. Например, часто в условиях превышения пороговой плотности часть особей в популяции испытывает стресс, а потому менее активно размножается. В данном случае этот механизм саморегуляции численности заведомо приносит пользу всей популяции.

В настоящее время существуют две гипотезы, объясняющие стресс как механизм саморегуляции численности популяций млекопитающих (а возможно, и к других классов позвоночных):

- А. Гипотеза отбора генетически детерминированных стереотипов поведения (*гипотеза Чимми*): на разных стадиях популяционного цикла отбор может благоприятствовать животным с разной степенью устойчивости к стрессу. Когда численность популяции мала, преимущество получают особи, которые способны к захвату и удержанию территории, т. е. к расширению ареала. Однако по мере роста плотности популяции необходимость в «агрессорах-реформаторах» иссякает, и с наступлением стабильности на первое место выступают «созидатели». Достаточно вспомнить, что главной причиной войн между человеческими группировками были ресурсы (территориальные, энергетические и др.), и добывать их могли только агрессоры, поэтому необходимый на определенном этапе ген «агрессии» передавался по наследству. Следует учитывать, что стресс в условиях достижения пороговой численности популяции может способствовать генетической «перенастройке» популяции: в потомстве самок, подвергавшихся стрессу, уменьшается доля генотипов с высокой стресс-реактивностью и растет частота мутирования [38].
- Б. Гипотеза физиологических эффектов стресса, обусловленных переуплотнением (*гипотеза Кристиана*): стресс, обусловленный перенаселением, напрямую ведет к подавлению размножения, роста и созревания,

а также к повышенной смертности. Этот механизм саморегуляции численности наиболее выражен у млекопитающих с несбалансированной численностью и высокой удельной скоростью ее роста (мыши, лемминги). Кроме того, в отличие от гипотезы Читти, стресс в данной ситуации (у этих видов) может проявляться в росте агрессивности особей независимо от генетической предрасположенности. Однако у многих видов (например, у пчел) замечена обратная тенденция: снижение агрессивности при росте плотности, что говорит о возможной социальной направленности поведенческих реакций в популяциях [38].

Генетическая регуляция объясняет возникновение циклов динамики численности популяции изменением генотипического ее состава. Под генетической регуляцией может подразумеваться обмен генами между особями (скрещивание) или же общность некоторых генетически определяемых черт, унаследованных от общего предка. Основное значение популяционных колебаний обычно сводится к случайным изменениям концентраций (особенно невысоких) различных мутаций и генотипов, присущих популяциям, а также к взаимосвязи численности особей в популяции и отбора (при увеличении численности давление отбора ослабевает, а при уменьшении численности — увеличивается) [39]. Даже небольшая группа особей, при условии достаточной скорости воспроизведения, может дать начало полноценной популяции, поскольку у каждого организма имеется резерв скрытой генетической изменчивости за счет нейтральных мутаций. Важно только, чтобы группа эта достаточно быстро увеличила свою численность.

Биологическая интродукция — закономерные или вынужденные перемещения особей популяций, вызванные изменением условий обитания или требований организмов к этим условиям на разных стадиях его развития. Эти перемещения способствуют расширению и освоению новых ареалов, генному обмену между популяциями, росту устойчивости вида.

Еще в середине XX в. знаменитый английский эколог **Чарлз Элтон** в книге «Экология нашествий животных и растений» привлек внимание к проблеме видов-вселенцев. С тех пор проблема инвазийных видов растений и животных приобрела глобальные размеры ввиду расширения сферы, роста численности населения и его локальной плотности, также скоростей антропогенных воздействий. Если в Средние века максимальная скорость распространения штаммов чумы и холеры определялась скоростью гужевого транспорта, то в настоящее время любой новый вид, в отсутствие преград, может освоить Землю за считанные дни-недели. Освоив новые территории, «пришельцы» нередко начинают размножаться чрезвычайно интенсивно и часто становятся доминантными в местных сообществах. При этом условия «захвата» ими новых территорий подчиняются закономерностям активных сред.

Рассмотрим закон *равновесия Макарттура—Уилсона* (**Р. Макарттур, Э. О. Уилсон**, «Теория островной биогеографии», 1967) для идеальной

изолированной экосистемы, который гласит: число видов в изолированной экосистеме будет постоянным, если скорость вымирания видов будет равна скорости заселения новыми видами [40]. При этом скорость заселения экосистемы новыми видами снижается по мере роста численности видов, а количество вымирающих видов, вследствие возрастающей конкуренции, будет расти (рис. 5.15).

Если популяция находится в точке равновесия Макартура—Уилсона (точка А), и какой-то вид по той или иной причине вымирает, всегда найдется новый вид-иммигрант, который займет его место, поскольку экологические ниши пустовать не могут. Но если новый вид прибывает в данную экосистему после того, как равновесие установилось, то, ввиду вновь усилившейся конкуренции, какой-нибудь из видов будет обречен на вымирание. Таким образом, *точка равновесия* — это биологическое разнообразие, «естественное» для данной экосистемы на данном временном интервале.

Вторгаясь в уже сложившееся сообщество, инвазивный вид часто приводит к резкому возрастанию продуктивности на первом этапе вселения, но в дальнейшем, при увеличении числа видов в данной экосистеме этот показатель может и снижаться. В то же время в естественных сообществах продуктивность, по мере увеличения числа видов, обычно возрастает асимптотически (рис. 5.16).

Это соответствует принципу агрегации особей В. Олли: скопление особей, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство [28].

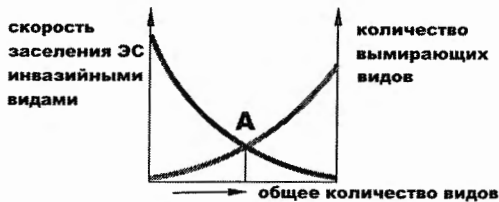


Рис. 5.15. Зависимость скорости заселения экосистемы новыми видами и численности вымирающих видов от числа видов, обитающих в экосистеме

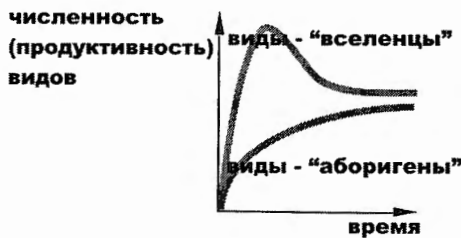


Рис. 5.16. Динамика продуктивности видов

Очевидно, что механизмы, обеспечивающие процветание видов-вселенцев определяются, прежде всего, отсутствием/ослаблением факторов, сдерживающих развитие обычных для данных условий видов. Современные представления о наличии трех альтернативных стратегий растений, сформировавшихся в процессе эволюции, восходят к работам нашего соотечественника **Л. Г. Раменского**, который еще в 30-е гг. XX в. предложил выделять три типа растений [41]:

- виоленты («силовики», быстро захватывающие и контролирующие ресурсы);
- пациенты («терпеливцы», выносящие дефицит ресурсов);
- эксплеренты («заполняющие», быстро размножающиеся виды, произрастающие обычно в нарушенных средах).

К сожалению, идеи Раменского в свое время не получили должного развития, и через 40 лет **Дж. Грайм** независимо сформулировал представление о трех похожих типах стратегий. В основе системы C-S-R Грайма положена способность растений выживать в условиях недостатка/обилия ресурсов [42]:

- «стресс-толеранты, S» (*stress-tolerators, S*) — виды растений, способные выживать в условиях нехватки ресурсов (воды, света, элементов минерального питания), т. е. засухоустойчивые, теневыносливые и т. п.;
- «конкуренты, C» (*competitors, C*) — виды, которые способны эффективно захватывать, а затем и контролировать дефицитные ресурсы; данный тип видов часто является доминантным в растительных сообществах;
- «рудералы, R» (*ruderals, R*) — виды, которые могут очень быстро размножаться на освободившихся местах, но не способны противостоять конкурентам (как правило, это сорные растения, развивающиеся в нарушенных экосистемах).

Оказалось, что «конкуренты, C» гораздо сильнее подвержены негативному воздействию паразитов и патогенных бактерий, чем «стресс-толеранты S» [43]. Суть этого различия объясняется тем, что «конкуренты», обитающие в более благоприятных условиях, больше вкладывают в рост, чем в защиту вида, а потому размножаются в соответствии с *r*-стратегией. Система C-S-R была разработана для растений, но с определенной корректировкой может быть использована и для животных.

На основании вышеизложенного, механизмы освоения инвазийными видами новых территорий можно свести к трем основным направлениям:

1. Численность вида-аборигена зависит от активности конкурентов, хищников, паразитов и возбудителей болезней. Это положение хорошо коррелирует с гипотезой **Клирмоноса**, согласно которой рост растений-аборигенов должен в значительной мере сдерживаться патогенными бактериями, численность которых в почве резко возрастает при дли-

тельном произрастании этого вида растений на данной территории [44]. А экспансия инвазивных видов не сдерживается из-за отсутствия или ослабления действия сдерживающих факторов (в частности, патогенных микроорганизмов), привычных для местных видов.

В последние десятилетия наблюдается стремительное сокращение численности и даже вымирание многих видов земноводных. И хотя многочисленные наземные позвоночные в наши дни также подвержены ускоренному вымиранию, что прямо или косвенно связано с антропогенной деятельностью, у земноводных эти темпы существенно выше, чем у млекопитающих и птиц. Так, из тридцати с лишним видов земноводных, вымирание которых было отмечено за последние 500 лет, около десятка вымерли после 1980 г. Одной из причин этого упадка на всех континентах (кроме Антарктиды, где представители данной группы организмов не встречаются) является получившая глобальное распространение болезнь хитридиомикоз (*chytridiomycosis*), вызываемая патогенным грибом *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*). Судя по некоторым данным, развитию этой болезни способствовало повсеместное распространение африканской шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) — «конкурента-С». Опыты, проведенные группой австралийских исследователей, показали, что смерть зараженных животных наступает в результате остановки сердца, вызванной нарушением транспорта ионов Na и K через кожные покровы. Однако некоторые земноводные оказались устойчивы к хитридиомикозу, поскольку у них на коже имеются симбиотические бактерии, вырабатывающие вещество, подавляющее рост патогенного грибка [45]. В крови амфибий концентрация ионов натрия и калия намного выше, чем во внешней среде. Основным механизмом, позволяющий поддерживать осмотическое давление крови на должном уровне, состоит в транспорте ионов через эпидермис (наружный слой кожи), в частности за счет работы натриевых каналов и натрий-калиевой АТФ-азы. Нарушение ионного транспорта приводит к снижению концентрации ионов Na и K в крови, причем степень снижения коррелирует со степенью развития инфекции (количеством патогена в коже зараженных животных). Исследования другой группы ученых показали, что устойчивость к хитридиомикозу может быть связана с присутствием на коже амфибий симбиотической бактерии *Janthinobacterium lividum*, вырабатывающей пигмент виолацеин, который останавливает рост *Bd* на питательных средах и может препятствовать развитию хитридиомикоза [46].

2. Быстрый захват территории за счет эффективного использования имеющихся ресурсов. Так, борщевик Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum*), исходно произраставший на Кавказе, широко распространился в Западной Европе и Америке, а в средней полосе России столь же интенсивно расселяется борщевик Сосновского (*Heracleum sos-*

nowskyi) — тоже «конкурент-С». В середине 80-х гг. на днище американского нефтеналивного судна из Карибского в Черное море была завезена медуза *Mnemiopsis leydii*, активно питающаяся планктоном, и, следовательно, гроза черноморских рыбных богатств, а недавно этот вид проник в акваторию Средиземного моря. А порты озера Виктории заполонил водный гиацинт, завезенный еще в 30-е гг. XX в. и покрывший огромную территорию озера твердыми, как стальной трос, стеблями, перепутанными между собой наподобие сетки. В результате, не получая достаточного количества кислорода в воде, задыхается и гибнет рыба. Эти примеры четко иллюстрируют закон экологической корреляции: все входящие в экосистему виды должны функционально соответствовать друг другу.

3. Инвазийные растения отличается еще одна особенность — быстрый рост биомассы. Предполагается, что стебли и листья быстро растущих вселенцев более мягкие, нежные и характеризуются несколько меньшим содержанием целлюлозы (клеточные стенки у них более тонкие). Органическое вещество таких растений после их отмирания быстрее разлагается грибами и бактериями. Соответственно, быстрее идут процессы нитрификации — превращения аммонийного азота в нитриты и нитраты, т. е. в форму, пригодную для нового потребления растениями. К примеру, завезенный в Канаду из Европы клен платановидный *Acer platanoides* ускоряет процессы минерализации (разложения органического вещества в почве) и нитрификации, по сравнению с аборигенным видом — кленом сахарным *Acer saccharum*. «Пришельцы» на новых местах обитания вкладывают больше собственных ресурсов непосредственно в рост, но происходит это за счет сокращения затрат на формирование защитных структур. Таким образом, мы наблюдаем классический пример «трейд-офа» (*trade-off*) — отрицательной корреляции между развитием разных признаков, происходящим за счет перераспределения ресурсов организма на разные нужды.

Существенно, что эффективное использование ресурсов (например, ресурсов, неиспользуемых «аборигенами») и освобождение от конкурентов, хищников и паразитов могут усиливать друг друга, но возможны и иные взаимодействия — содействие, сосуществование и сдерживание.

Содействие. Появившиеся в новой экосистеме пионерные виды облегчают другим видам последующее заселение. Например, после отступления ледника первыми появляются лишайники и некоторые растения с поверхностными корнями, т. е. виды, способные выжить на бесплодной, бедной питательными веществами почве. По мере отмирания этих растений происходит нарастание слоя почвы, что дает возможность укорениться другим видам.

Сдерживание. Иногда пионерные виды создают условия, усложняющие или вообще делающие невозможным появление видов. Пример ак-

тивного сдерживания — появление горчака, азиатского растения, распространившегося на американском Западе: горчак способствует защелачиванию почвы, что делает ее непригодной для многих видов диких трав.

Сосуществование. Наконец, пионерные виды могут вообще не оказывать на последующие растения ни полезного, ни вредного воздействия. В частности, это происходит при дифференцировании ресурсов между видами, заселяющими общую территорию. При отсутствии такой ресурсной дифференциации один из видов обречен на вымирание. Таким же образом работает и организм: при достаточности собственных ресурсов формируются и защитные функции, и рост. А в случае конкуренции организм все силы бросает на рост/численность (*закон равнозначности всех условий жизни*: все условия среды, необходимые для поддержания жизни, играют равную роль).

Ресурсы и энергия. Оптимальная стратегия потребления ресурсов заключается в максимальном увеличении общего потребления энергии, включая время, затраченное на переход к новой ресурсной базе, и время, в течение которого популяция остается в определенном ареале. На этом утверждении основана *теорема о маргинальных значениях*, согласно которой популяция будет добывать пропитание на освоенной территории до тех пор, пока скорость потребления энергии не достигнет максимума, который может дать ресурсная база, — это можно определить как пороговое значение потребляемой энергии. То есть оптимальный момент для миграции наступает тогда, когда маргинальное (предельное) значение скорости получения энергии достигает средней скорости потребления. Нетрудно заметить, что данный график сходен с графиком логистической кривой для больших значений численности популяции/вида, что объясняется зависимостью численности популяции и потребляемой энергии от порогового значения кормовой базы. И чем ближе находятся новые богатые ресурсы, тем вероятнее «кормовая миграция». Таким образом, с позиций оптимального энергопотребления, миграция целесообразна. С позиций теории микроэволюции, данная теорема говорит нам следующее: осуществление оптимальной стратегии энергопотребления повышает вероятность передачи «улучшенных» генов следующему поколению.

При отсутствии миграции изменение численности популяции зависит от соотношения величины рождаемости и смертности. Амплитуда и период этих колебаний зависят от степени изменчивости окружающей среды, а также от биологических особенностей конкретного вида. Еще в 20-е гг. XX в. русский энтомолог **Б. П. Уваров** определил существование двух разных форм одного вида саранчи — одиночной и стадной, а также превращение одиночной формы в стадную. Уваров заметил, что из яиц, отложенных саранчой *Locusta migratoria*, стали развиваться особи, внешне похожие на представителей другого вида — *Locusta danica*. Эти различающиеся по внешнему облику разные формы одного вида были названы им «фазами» [47]. В периоды между вспышками численности мигрирующие

виды саранчовых существуют в небольших количествах на весьма ограниченной территории и только в одиночных формах. А после длительной засухи восстанавливается растительность богатая азотом и, следовательно, растет плотность популяции, которая стимулирует переход вида к стадной форме. По сравнению с одиночной формой, особи стадной формы отличаются более яркой окраской и иными пропорциями тела, более интенсивным обменом веществ, очень высокой двигательной активностью и стремлением образовывать скопления. Но при этом плодовитость «стадных» особей меньше плодовитости «одиночных»: из более крупных яиц развиваются нимфы с более высокой выживаемостью. При достижении пологового значения плотности стая саранчи начинает миграцию, и область их распространения плотность увеличиваться в сотни и даже тысячи раз. Недавно исследователям удалось показать, что в процессе физиологических изменений важную роль играет интенсивное выделение в центральной нервной системе саранчи серотонина — нейромедиатора, поддерживающего определенный физиологический статус насекомого. Причем по мере нарастания степени «стадности» увеличивалось и количество выделяемого серотонина [48]. Этот пример ясно показывает зависимость миграции, т. е. расширения ареала, от численности и плотности популяции.

Популяция может приобрести новый признак либо в результате мутации, возникшей у одного из «своих», либо в результате контакта с «чужим» носителем мутационного аллеля. Следовательно, пространственное расселение вызывает перемещение не только особей, но и их генетического материала — диффузию генов. В одних случаях этот диффузионный процесс может привести к изменениям частот генов в популяции-реципиенте (генетически эффективный поток генов), а в других случаях таких изменений не происходит — изогенный поток генов [49]. Как оказалось, в отсутствие экстремальных обстоятельств, большая часть особей остается вблизи своих ареалов, и лишь незначительная часть расселяется на умеренные расстояния. В этом случае у свободно скрещивающихся организмов интербридинг (скрещивание внутри вида) приводит к значительному количеству близкородственных скрещиваний в ряду поколений — инбридингу. Поэтому поток генов эффективен в случае миграции между популяциями или субпопуляциями, различающимися по частоте аллелей. Очевидно, что при подвижном образе жизни популяции у мигрировавшей особи в каждом последующем поколении доля мигрантов будет расти, а ареал расширяться. Например, популяция *Drosophila pseudoobscura* за 1000 лет может расселиться на 1200–2500 км. Для популяций/видов организмов с неподвижным образом жизни или изолированных генетически эффективная диффузия генов во времени минимальна, поскольку в этом случае она определяется только случайными миграциями. В зависимости от типа и численности рассматриваемой группы, различают временные интервалы ее динамики (от жизни одного поколения до геологических масштабов). [25] Мы же ограничимся кратким рассмотрением биологических ритмов.

Биологические ритмы — периодически повторяющиеся изменения в ходе биологических процессов в организме или явлений природы. По связи с естественными ритмами окружающей среды биоритмы подразделяются на физиологические (биение сердца, артериальное давление и другие ритмы, не совпадающие с ритмами окружающей среды, — собственные колебания) и экологические (суточные, сезонные, приливные и лунные ритмы, совпадающие по длительности с каким-либо естественным ритмом — вынужденные колебания). По причине возникновения — на эндогенные и экзогенные. По длительности — на циркадианные (около суток), инфрадианные (более суток) и ультрадианные (менее суток).

Во многих случаях экзогенные ритмы способствуют формированию эндогенных. В физической терминологии — происходит «затягивание» собственных колебаний слабыми и близкими по частоте внешними для системы колебаниями. Наиболее важны для организмов эндогенные циркадианные ритмы (это понятие ввел в 1959 г. **Халберг**). Циркадианные ритмы обнаружены у всех представителей животного царства и на всех уровнях организации (например, у человека выявлено около 500 функций и процессов, имеющих циркадианную ритмику). Даже у цианобактерий доказано существование циркадных ритмов, причём продолжительность суточного цикла может превышать продолжительность их жизненного цикла. В сущности, в этом ритме работают все эндокринные и гематологические показатели, показатели нервной, мышечной, сердечно-сосудистой, дыхательной и пищеварительной систем, а также чувствительность организма к разнообразным факторам внешней среды.

Внутренний механизм, поддерживающий эндогенный ритм, т. е. позволяющий организму ориентироваться во времени, называется *биологическими часами*: химические реакции в каждой клетке организма «подстраиваются» друг под друга, и в результате пульсируют одновременно. В этом состоит проявление биологической когерентности. Главный довод в пользу эндогенности циркадных ритмов состоит в следующем: циркадные, собственные, эндогенные часы подстраиваются внешними периодическими процессами под 24-часовой период земных суток, но их можно «отрегулировать» и под другие периоды (сжать до 16 и растянуть до 48 часов), а в постоянных условиях период внутриклеточных часов часто колеблется в интервале от 22 до 28 часов [50].

Можно отметить следующие *закономерности биологических часов*, присущие всему живому [50]:

- в многоклеточных организмах «часы» всех клеток согласованы и образуют иерархическую систему: «часы» клеток — «часы» органов — «часы» центральной нервной системы (при ее наличии);
- биологические часы, в отличие от солнечных и лунных, эндогенны и активны, т. е. внутри каждой клетки имеется свой «маятник», «колебательный контур» и периодический процесс;

- ход биологических часов можно подстраивать в соответствии с периодическими процессами окружающей среды, прежде всего, суточным вращением Земли;
- отработанные в ходе отбора особенности биологических часов передаются по наследству, поскольку в клетках есть «часовые» гены, которые, как и любые другие гены, подвержены мутациям и, следовательно, естественному отбору.

5.2.1.6. Изоляция

Глобализация и изоляция на ноосферной стадии эволюции биосферы — два диаметрально противоположных и одновременно сцепленных ее направления. Учитывая чрезвычайную распространенность (в результате, в основном, антропогенной деятельности) изолированных экосистем и специфичность изолирующих механизмов, мы выделяем изоляцию в самостоятельный тип формирования структурно-функциональной системы популяций.

Очевидно, что в изолированных экосистемах особи с большей вероятностью скрещиваются внутри популяции, чем с особями других популяций. Обмен генами между популяциями ослабляется или даже предотвращается разного рода преградами, известными под общим названием изолирующих механизмов [49]. В настоящее время не существует общепринятой классификации изолирующих механизмов. Одни полагают, что географическая изоляция — единственный изолирующий фактор, другие, что она не входит в число изолирующих механизмов, третьи включают экологическую изоляцию в биологическую, четвертые считают возможным говорить только об изоляции на уровне онтогенеза, а пятые ставят знак равенства между пространственной и экологической изоляциями. Мы представим классификацию типов изоляции и изолирующих механизмов, опираясь на классификацию **Ф. Г. Добжанского** и **В. Гранта**, согласно которой существует три основных типа изолирующих механизмов — пространственные, экологические и репродуктивные. Эта классификация удовлетворительно коррелирует с широко принятым делением популяционных систем на локальные (совокупность особей одного вида, характеризующихся общностью генетической информации и небольшой однородной территорией), экологические (совокупность элементарных популяций внутри одного вида, объединенных общим биоценозом) и географические (совокупность популяций на географически сходных территориях, ареалы которых относительно изолированы и обмен генами с другими популяциями, входящими в данный тип, происходит редко).

1. *Пространственная (географическая) изоляция* — обособление определенной популяции от других популяций того же вида каким-либо труднопреодолимым географическим препятствием. Этот тип изоляции играет заметную роль при расселении видов/популяций, в результате ко-

тогого происходит нарушение потока генов между изолированными частями группы организмов. Пространственная изоляция возникает по двум причинам: в результате изменения ландшафта (образование преград в виде рек, горных хребтов, лесных массивов, городов и т. д.), что затрудняет свободное скрещивание особей, или при наличии большого расстояния между популяциями одного вида (например, заяц-беляк распространен в лесной зоне, а заяц-русак — в степной). Часто причиной такой изоляции является антропогенная деятельность. Например, в начале XX в. ареал соболя был сплошным и занимал значительную часть Евразии, но уже в 20–30-х гг., в связи с интенсивным промыслом, его ареал приобрел мозаичную структуру, и значительные расстояния стали непреодолимым препятствием для свободного скрещивания.

Эта форма изоляции может быть абсолютной и относительной и определяется не только пространственным расположением географических барьеров, но и радиусом индивидуальной активности особей в популяции. Если расстояние, на которое способны перемещаться особи в период размножения, невелико, то степень (или давление) изоляции будет больше. Например, популяции наземных моллюсков, удаленные друг от друга на 200–400 м, будут существовать абсолютно изолированно, так как их индивидуальная подвижность ограничена. А популяции песцов на Командорских островах и на Камчатке не способны свободно скрещиваться, поскольку разделены незамерзающим проливом, но могут мигрировать по льдам Арктики на сотни километров, и в результате изоляция песцов острова Врангеля от популяций песцов Чукотки относительна. Поэтому географическая изоляция оказывает особенно сильное влияние на малоподвижные виды. Для донных морских организмов (бентоса) непреодолимую изоляцию создают океанические воды и большие океанические хребты, для абиссальных животных — неглубокие участки моря, для рыб и водных беспозвоночных — суша. Панамский перешеек сформировался 2–5 млн лет назад (после сближения Северной и Южной Америк), в результате чего прежде единые популяции начали дивергировать, и сформировались обособленные атлантические и тихоокеанские популяции и виды. В настоящее время из исследованных 1200 видов рыб только 6 % встречаются по обе стороны перешейка. А водораздел Уральского хребта разграничивает ареалы тритонов: до Уральских гор встречается европейский тритон, за Уралом обитает сибирский тритон. Географическая изоляция встречается и у птиц, в том числе и перелетных, поскольку репродуктивный период их жизни приходится на одни и те же территории (например, аисты, ласточки). Если же степень изоляции незначительная, популяции, при прочих благоприятных условиях, способны создать общую генетическую базу: утки одного вида свободно скрещиваются и занимают ареал почти всей Европы. Таким образом, географическая изоляция является одним из важных факторов видообразования.

Географические изоляты — это популяция или группа популяций, которые не имеют свободного обмена генами с другими популяциями своего вида из-за внешних преград, а потому являются обычной формой для островных популяций. Фактически каждый географический изолят — это «зарождающийся вид». После поднятия о. Кильдин залив моря оказался изолированным от моря и стал озером, в котором прослеживается четкое горизонтальное распределение слоев — в верхнем горизонте (3–5 м) вода почти пресная, а в нижних слоях — морская. В новых условиях всего за несколько сотен лет сформировался кильдинский подвид трески.

Можно определить следующие закономерности формирования «островных» популяций/видов:

- часть исходной популяции (чаще периферическая), изолированная географически, со временем может сформировать новую популяцию и даже вид;
- ввиду обедненности биоразнообразия, в изолированной экосистеме отмечается резкое ослабление межвидовой конкуренции;
- скорость эволюции организмов в островных экосистемах превышает аналогичную скорость в неизолированных экосистемах.

Еще Ч. Дарвин на примере островных сообществ галапагосских вьюрков показал роль изоляции в возникновении, расширении и углублении различий между близкими формами живых организмов. С тех пор удаленные острова считаются своеобразными «эволюционными лабораториями», в которых виды претерпевают очень быстрые и порой весьма причудливые эволюционные изменения. К примеру, галапагосские вьюрки пока не предоставили ученым убедительных свидетельств симпатрического характера своего видообразования: существует предположение, что разные виды этих птиц сформировались на разных островах. Подобная гипотеза до недавнего времени существовала и по отношению к вьюркам с архипелага Тристан-да-Кунья. В пределах вьюрков рода *Nesospiza* орнитологи выделяют два вида, обитающих в настоящее время только на двух маленьких островах — Непрístupном (*Inaccessible*) площадью 14 кв. км и Найтингейл (*Nightingale*) площадью 4 кв. км. Первый вид ранее обитал также и на главном острове архипелага, но там его истребили около ста лет назад завезенные людьми крысы и мыши. (Кстати, палеонтологи установили, что практически на всех островах и атоллах Тихого океана до прихода людей обитали разнообразные эндемичные виды птиц.) Ранее предполагалось, что оба вида сформировались аллопатрическим путем, т. е. на разных островах, а затем расселились, и их ареалы пересеклись. Однако генетический анализ показал, что они развились от общей предковой формы, и на каждом острове эволюция стала развиваться в соответствии с особенностями кормовой базы, в результате чего образовались две разновидности: мелкоклювая и большеклювая. На более мелком о. Най-

тингейл процесс симпатрического видообразования продвинулся заметно дальше, чем на о. Непрístupный, где биоразнообразие значительно выше и встречаются птицы с клювами промежуточных размеров. Так выюрки с островов Тристан-да-Кунья помогли ученым подтвердить возможность параллельного симпатрического видообразования, т. е. образования новых таксонов в пределах единого ареала вида в случае репродуктивной изоляции от единой предковой формы, которая когда-то заселила острова [51].

До недавнего времени представления об ускоренной эволюции на островах не имели строгого научного обоснования, однако ряд работ пробил эту брешь [52]. Ввиду того что изолированные экосистемы характеризуются видовой обедненностью и резко ослабленной межвидовой конкуренцией, обитающие там небольшие популяции животных и растений могут претерпевать глубокие изменения за весьма малое по геологическим масштабам время. В начальный период организмы, оказавшиеся в географической изоляции, очень быстро адаптируются к новым условиям, что порой сопровождается разительными изменениями размеров тела и морфологии, а впоследствии темп эволюции островных организмов, как правило, замедляется (поэтому не удалось выявить различий в темпах эволюции на временных интервалах свыше 45 тыс. лет). Более того, фрагментация естественных экосистем, в том числе и в результате антропогенной деятельности (например, агро- и урбоэкосистемы) создает череду «островных» экосистем (например, резкое ускорение эволюционных изменений размеров тела у 25 видов млекопитающих в Дании за последние 200 лет). Полученные учеными результаты показывают, что темпы эволюции многих видов континентальных популяций, оказавшихся в изолированных экосистемах, способны возрасти в три и более раз всего за несколько десятилетий. То есть в условиях растущей антропогенной нагрузки многие организмы могут начать изменяться самым неожиданным образом.

Следует отметить, что под «скоростью или темпом эволюции», в зависимости от контекста, могут подразумеваться два совершенно разных показателя: скорость образования специализированных форм (размеры тела, клюва, зубов и т. д.) и скорость прогрессивных преобразований, связанных с выработкой новых адаптаций широкого профиля — скорость морфофизиологического прогресса. На небольших изолированных островах выше первая скорость, а на больших материках, характеризующихся разнообразием условий и сложностью экосистем — вторая.

2. *Экологическая изоляция.* На первый взгляд кажется, что географическая и экологическая изоляции — понятия равноценные. Однако географическая изоляция связана с объективным разрывом единого ареала обитания вида, а экологическая изоляция — с субъективными предпочтениями групп организмов конкретного времени и места обитания. Севанская форель — пример такой изоляции. Разные популяции форели нерестятся в устьях различных ручьев и горных рек, впадающих в озеро, поэтому сво-

бодное скрещивание между ними крайне затруднено. Экологическая изоляция, таким образом, препятствует скрещиванию особей из разных популяций и служит, так же как и географическая изоляция, начальным этапом расхождения популяций. Но эволюционная суть пространственной и экологической изоляции одинакова — разрыв единого генофонда вида на два либо большее число изолированных друг от друга генофондов, прекращение обмена между ними генетическим материалом и независимое протекание в изолированных частях вида эволюционного процесса. Его конечным результатом может стать образование новых видов.

Исходя из определения экосистем, экологическая изоляция является промежуточной формой изоляции и есть следствие экологической дифференциации видов/популяций. Способность популяций сосуществовать на общей территории определяется наличием соответствующих экологических ниш и интенсивностью трофических взаимодействий между видами/популяциями. Часто преграды, не допускающие обмен генами, имеют экологическую природу. Так, виды дрозофил, обитающие в одном и том же районе Бразилии, различаются по пищевой базе, разные виды дубов растут на разных почвах и т. д. Экологическая дифференциация на непродуктивных стадиях жизненных циклов в той или иной степени снижает шансы на успешную гибридизацию между симпатрическими видами и тем самым способствует их изоляции [49]. В этом случае между популяциями существуют генетически обусловленные различия в отношении их экологических потребностей и предпочтений.

Одним из механизмов экологической изоляции можно назвать временную изоляцию, к которой относятся сезонная и суточная изоляция. У большинства животных и растений существуют определённые сезоны размножения или цветения: спаривание или перекрёстное опыление происходят в определённое время года (например, летом или осенью), а нередко и в определённое время суток (у одних видов днем, а у других ночью). Например, два близких вида сосен, *Pinus radiata* и *P. attenuata*, оказываются в симпатрическом контакте в центральной части Калифорнийского побережья. Здесь у *P. radiata* пыльца осыпается в феврале, а у *P. attenuata* — в апреле (сезонная изоляция). Дрозофилы *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis*, которые в западной части Северной Америки симпатричны на довольно обширной территории, скрещиваются в одно и то же время года, но в разное время суток: у *D. pseudoobscura* половая активность наблюдается по вечерам, а у *D. persimilis* — по утрам (суточная изоляция). Вместе с тем временная изоляция может быть и частичной, так, у родственных видов растений пики цветения могут протекать в разное время, но в целом периоды цветения перекрываются (частичная сезонная изоляция).

Как правило, в естественных условиях наблюдается сочетание изолирующих механизмов, и лишь в редких случаях изоляция видов создаётся одним изолирующим механизмом. Ни один из механизмов в отдельности

не может предотвратить гибридизацию, а, действуя совместно, они создают полную изоляцию видов в природе.

3. *Репродуктивная (биологическая) изоляция* — один из отличительных признаков биологических видов. Благодаря репродуктивной изоляции популяции могут обитать на общей территории и совсем или почти совсем не обмениваться между собой генами. Этот вид изоляции включает этологическую, морфо-физиологическую и генетическую изоляции.

Этологическая изоляция отражает разнообразные формы совместного существования особей в популяциях и предотвращает межвидовую гибридизацию во многих группах позвоночных и беспозвоночных животных. К этологической изоляции относятся специфические для разных видов формы ухаживания (танцы, демонстрации, пение, феромоны и т. п.), которые у высших животных обычно предшествуют копуляции, а также территориальные и социальные формы поведения, направленные на стабилизацию вида/популяции. В. Грант объясняет действия, связанные с ухаживанием, действием факторов, стимулирующих половое поведение, и, следовательно, связанных в определенной степени с отбором, направленным на повышение продуктивности популяции. Поэтому наиболее правдоподобная гипотеза состоит в том, что связанные с ухаживанием признаки являются проявлением этологической изоляции [49]. При резких изменениях условий обитания у животных могут возникать формы поведения, нивелирующие механизмы этологической изоляции. Так, эксперименты на мухах показали, что в результате стресса может повышаться вероятность близкородственных скрещиваний во избежание «размывания» у потомства генных особенностей, позволивших родителям выжить в критических условиях [53].

Морфо-физиологическая изоляция обусловлена особенностями строения и функционирования органов размножения. Если два вида организмов различаются по строению своих половых органов или цветков, то это препятствует копуляции, осеменению или опылению между организмами разных видов. Например, в Бразилии два вида *Polygala* сосуществуют на одной территории, не образуя гибридов. Пчелы посещают цветки обоих видов и производят опыление. Но цветки растений устроены таким образом, что пыльца прилипает к разным частям головы опыляющих их пчел, благодаря чему она может быть перенесена только на рыльце того же, но не других видов.

Генетическая изоляция наступает тогда, когда скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия, в результате чего снижается жизнеспособность зигот и зародышей. При генетическом характере репродуктивной изоляции возникают несовместимые гаметы или появляются гибриды с пониженной жизнеспособностью, плодовитостью или стерильностью. Так, многие водные организмы выделяют гаметы в воду (например, морской еж *Strongylocentrotus*). При этом наружное оплодотворение

зависит от передвижения и соединения свободноживущих яйцеклеток и сперматозоидов и регулируется видоспецифичными биохимическими аттрактантами. В результате исключается оплодотворение между половыми клетками разных видов, обитающих в общем водоеме.

Независимо от природы первичного изолирующего барьера между изолированными популяциями рано или поздно, согласно *классической модели Добжанского—Мёллера*, возникает репродуктивная изоляция, т. е. генетическая несовместимость как побочный эффект закрепления в двух генофондах разноплановых мутаций. В простейшем случае модель предсказывает, что число генов, ответственных за генетическую несовместимость, должно нарастать пропорционально квадрату общего числа генетических различий, накопившихся между популяциями.

На уровне генетической изоляции гибридная стерильность может быть обусловлена генными, хромосомными и цитоплазматическими причинами [49]. Если по каким-либо причинам докопуляционные изолирующие механизмы не сработали, образованию гибридов могут препятствовать преграды, которые блокируют обмен генами после межвидового скрещивания — это преграды, обусловленные несовместимостью и нежизнеспособность гибридов. У многих групп животных и растений при межвидовых скрещиваниях образуются мощные, но стерильные гибриды F1. Например, мул — результат скрещивания кобылы и осла, или межвидовые гибриды растений, у которых образуются цветки с abortивными пыльниками. У межвидовых гибридов животных процесс деления клеток зародышевого пути нередко прерывается вследствие генных нарушений: сперматогенез может прекратиться до начала мейотических делений или же мейоз может протекать aberrантно. Нарушение сперматогенеза на стадиях, предшествующих мейозу, — основная причина стерильности у самцов мула; нарушения самого мейоза — причина стерильности у гибридных самцов при некоторых скрещиваниях между разными видами *Drosophila* (например, *D. Pseudoobscura* × *D. Persimilis*).

Перечисленные формы репродуктивной изоляции возникают независимо друг от друга и могут сочетаться в любых комбинациях. Однако именно *генетическую* изоляцию считают одной из самых важных форм репродуктивной изоляции, так как остальные формы репродуктивной изоляции при видообразовании, в конечном итоге, ведут именно к возникновению независимости генофондов двух популяций.

В завершение раздела можно сказать следующее. Популяция как распределенная система может быть рассмотрена в качестве активной среды (вспомним упоминавшиеся выше волны пандемий). Поэтому любой из перечисленных факторов может инициировать формирование водителей ритма и вызвать автоколебательные и автоволновые процессы. В ряде случаев совпадающими по фазе оказываются циклические колебания численности не только разных популяций одного вида, но и разных видов, обитающих в об-

щей экосистеме. Повышение численности, как мы уже говорили, вынуждает популяцию/вид расширять границы ареала, усиливает миграцию и контакты между особями разных группировок и способствует синхронизации циклов. Общее снижение плотности популяции снижает ее ресурс как активной среды, и в этом случае, даже при возникновении водителей ритма, распространение автоволн затруднительно, причем даже в однородной среде.

На разных этапах кривой популяционной волны доминируют разные факторы. Как правило, значение биоценологических и особенно популяционных факторов на периферии ареала снижается, и ведущее значение приобретают факторы внешней среды, особенно климатические, действующие как непосредственно, так и посредством кормовой базы. И, наоборот, при удалении от границ ареала растет влияние факторов, зависящих от плотности популяции, т. е. биоценологической и популяционной регуляции. Обычно зависящие от плотности популяции факторы оказывают на ее численность стабилизирующее влияние (при слишком высокой плотности популяции они вызывают сокращение численности, а при падении — создают условия для восстановления оптимальной численности). То есть эти факторы проявляют свое селективное действие в том случае, когда плотность популяции достигает или превышает пороговый уровень, например, при наличии инфекционных заболеваний в популяции, достигшей пороговой плотности, начинается отбор на устойчивость к соответствующим заболеваниям, и этот отбор растет с ростом плотности. Причем селективная ценность данного гена может изменяться в широком диапазоне и обеспечивает селективное преимущество при пороговых плотностях популяции. В принципе, колебательная по своей природе система популяционных волн будет вести себя подобно химической белосовской системе, генерируя автоволновые режимы.

5.2.2. Биотические взаимоотношения в биоценозах как первооснова самоорганизации

Из всех законов Природы, возможно, самый замечательный — закон выживания слабейших.

Владимир Набоков

В процессе биологической эволюции, в соответствии с законом экологической корреляции, все входящие в экосистему популяции функционально соответствуют друг другу, и уничтожение одной единицы или их группы всегда в конечном итоге ведет к исчезновению других взаимозависимых популяций в экосистеме.

Устойчивая популяция подразумевает включение всех возрастных групп и не снижающийся уровень размножения, что обеспечивает ее дли-

тельное существование и отличает популяцию от отдельных организмов, жизнь которых заведомо ограничена во времени. При этом наиболее сложные взаимоотношения возникают в популяциях стайных, стадных и колониальных животных, образ жизни которых предполагает строгое разделение обязанностей между различными группами животных, а потому дает преимущества в нападении и защите от врагов и позволяет полнее использовать кормовые ресурсы (например, колонии общественных насекомых — муравьев, термитов, пчел).

Фактически, мы вновь встречаемся с иерархией самоорганизующихся активных сред, образующих устойчивую пространственно-временную структуру за счет существования множественных вертикальных прямых и обратных связей.

С этих позиций полезность или вредность взаимоотношений организмов в биоценозах, т. е. те самые прямые и обратные связи, можно классифицировать следующим образом:

1. *Взаимопользные* отношения проявляются в форме симбиоза (например, бактерии, обитающие в кишечнике человека, получают питательные вещества, человек использует витамины, синтезируемые ими, а вместе они составляют симбионтную систему).
2. *Взаимовредные*. Внутривидовая конкуренция за сырьевые ресурсы, территорию и т. д. протекает достаточно драматично, на что указывал еще Ч. Дарвин, так как особи одного вида характеризуются одинаковыми требованиями к условиям обитания. Известны также многочисленные примеры межвидовой конкуренции.
3. *Взаимонейтральные*. При этом партнеры могут не вступать в прямой контакт (в луговом биоценозе обитают кузнечики и дождевые черви, которые друг на друга прямого влияния не оказывают, однако чем интенсивнее деятельность дождевых червей, тем благоприятнее условия для растений, тем больше убежищ и кормовых ресурсов для кузнечиков).
4. *Полезно-нейтральные*. Так, лишайники, поселяясь на стволах деревьев, используют их в качестве субстрата, не забирая у них ни воду, ни питательные вещества, т. е. дерево не испытывает от таких отношений ни пользы, ни вреда — комменсализм.
5. *Вредно-нейтральные*. Если в лесу довольно близко расположены сосна и береза, то тонкие ветви березы под действием ветра отсекают ветки сосны, и ее крона становится однобокой. Крона же березы от этого не страдает.
6. *Полезно-вредные* взаимоотношения на основе пищевых связей широко распространены в природе и могут складываться между хищником и жертвой, паразитом и хозяином.

Каждому из приведенных типов отношений может соответствовать адекватная система прямых и обратных связей — горизонтальные, верти-

кальные и смешанные. Исключение составляют оппонентные отношения «хищник — жертва», относящиеся к простейшим иерархическим активным средам. Подобная точечная система может находиться в автоколебательном режиме, а распределенная — в автоволновом.

Эволюционная роль биотических отношений проявляется в образовании ими механизмов естественного отбора, и из всех типов биотических отношений в биоценозе наиболее очевидны биотические связи, способствующие объединению видов в сообщества разного масштаба.

5.2.2.1. Симбиоз

Прогрессу в живой природе и человеческом обществе способствует не столько борьба, сколько взаимопомощь.

К. Ф. Кесслер

Симбиоз — взаимополезное взаимодействие и сосуществование представителей разных биологических видов как на уровне многоклеточных организмов, так и на уровне отдельных клеток (внутриклеточный симбиоз), при которых получаемая симбиотами «польза» перевешивает затраты, требуемые на поддержание взаимоотношений. Термин «симбиоз» введён немецким ботаником **А. де Бари** (1879).

Эволюция — это постоянный поиск компромисса в процессе коллективного естественного отбора. И наиболее эффективным двигателем на этом пути является симбиоз, лежащий в основе многих прогрессивных преобразований в биосфере. При этом тесный контакт симбионтов часто способствовал их коэволюции и пространственному распространению. Каждому организму в процессе жизнедеятельности необходимо решать многочисленные и часто противоречивые проблемы: получать из окружающей среды необходимые вещества и энергию, осуществлять процессы метаболизма и обмена наследственным материалом, защищаться от врагов и др.

Поэтому можно сказать, что симбионты создают системы, занимающие в иерархии биоценозов промежуточное положение между организмами и экосистемами, — «симбиотические сверхорганизмы». Развитие симбиотических систем может приводить к интеграции на уровне биохимических процессов (разделению отдельных этапов обмена веществ между компонентами системы) и даже к возникновению общих систем генетической регуляции [54].

Типы симбиотических взаимоотношений принято подразделять следующим образом: мутуализм, комменсализм, аменсализм и паразитизм (антагонистический симбиоз). Но мы добавим к этому еще одну форму — социальный симбиоз, основанный на альтруизме.

1. *Мутуализм* — обоюдно выгодный вид симбиоза. Мутуализм может быть «жестким» — *коадаптация* (сотрудничество жизненно необходимо

для обоих партнеров) или «мягким» — *протокооперация* (каждый выигрывает от присутствия другого, но может существовать и самостоятельно).

В эволюции организмов существуют многочисленные примеры, когда вирусы или вирусоподобные объекты сыграли важную положительную роль. Так, теломераза (фермент, добавляющий особые повторяющиеся последовательности ДНК к концу цепи на участках теломер, которые располагаются на концах хромосом в эукариотических клетках) имеет вирусное происхождение (мы говорим о РНК-содержащих вирусах) [55]. Теломеры содержат уплотненную ДНК и стабилизируют хромосомы, и при каждом делении клетки теломерные участки укорачиваются. Существование механизма, компенсирующего укорочение теломер (теломеразы), было предсказано **А. М. Оловниковым** (1973). РНК-содержащий вирус — это специальное устройство для записи информации в геноме других организмов. То есть в симбиозе «человек — вирус» информация, записанная в вирусной РНК, переписывается в форме ДНК уже в геном человеческой клетки. И именно вирус кодирует необходимые ферменты для записи информации в геном. Прародителям всех высших организмов (эукариотам) удалось «приручить» РНК-вирусы для достраивания кончиков хромосом, используя их определенное свойство: вирусы, попадая в клетку, начинают работать как часть этой клетки. По последним данным, 40–45 % всего генома человека — это бывшие вирусы или размножившиеся вирусоподобные объекты. То есть можно сказать, что молекула ДНК — это симбиотическая молекула, возникшая в результате симбиоза [55].

Яркой иллюстрацией *коадаптации* может служить широко известный симбиоз между растениями и азотфиксирующими бактериями. В системах, основанных на биохимической кооперации, общий обмен веществ интегрирован между симбионтами и способствует их широкому пространственному распределению. Известно, что основная часть биосферного азота содержится в атмосфере в химически инертной молекулярной форме (N_2). Все высшие организмы, в том числе растения, не способны к фиксации азота из атмосферы и азота, содержащегося в почве в составе органических веществ, ввиду отсутствия ферментов, необходимых для деструкции органики. Следует отметить, что органеллы в ходе эволюции утратили способность к азотфиксации, чему в немалой степени, видимо, способствовал симбиоз с непосредственными азотфиксаторами, позволивший партнерам более выгодно распорядиться энергос затратами. Поэтому единственными организмами, способными к восстановлению азота, являются «держатели» нитрогеназы (комплекса ферментов, осуществляющего процесс фиксации атмосферного азота) — бактерии (альфапротеобактерии, цианобактерии и актинобактерии) и археи. Кооперация наземных растений с микроорганизмами, способными переводить азот в доступную для растений форму (аммоний, NH_4^+), осуществляется в форме «биохимического симбиоза» [54, 56]. Альфапротеобактерии (клубенько-

вые бактерии) поставляют растениям NH_4^+ . Взамен они получают комплекс элементов питания, к основным из которых относятся: углеводы, образуемые растениями в процессе фотосинтеза, и кислород в необходимой бактериям концентрации (на 5–6 порядков ниже атмосферной). Процесс обеспечивают специализированные ферменты растений, содержащиеся только в клубеньках. Азотфиксирующие цианобактерии, в отличие от альфапротогеобактерий, сами способны к фотосинтезу, что упрощает снабжение симбионтов необходимой энергией. Как известно, цианобактерии — фототрофы, осуществляющие кислородный фотосинтез, однако кислород, атмосферный и выделяемый при фотосинтезе, ингибирует фермент нитрогеназу, необходимую для азотфиксации. У цианобактерий пик фотосинтетической активности наблюдается в светлое, а пик нитрогеназной активности — в темное время суток. А процесс азотфиксации локализован в гетероцистах (клетках нитчатых цианобактерий, осуществляющих азотфиксацию), которые отличаются толстыми покровами, что препятствует проникновению кислорода. Гетероцисты получают органические вещества от фотосинтезирующих членов сообщества, и при недостатке в питательной среде связанного азота содержание гетероцист в колонии может падать до 5–15 %. Связанный азот накапливается в гранулах цианофицина или экспортируется в виде глутаминовой кислоты. В этом и заключается вклад цианобактерий в данную симбиотическую систему.

Термитам для нормальной жизнедеятельности также необходим азот в удобной для усвоения форме. Долгое время считалось, что в переработке клетчатки (из древесины) термитам помогают обитающие в их кишечнике представители особой группы жгутиконосцев, которые разлагают потребляемую термитами целлюлозу. Затем выяснилось, что эта симбиотическая система устроена сложнее: жгутиконосцам, в свою очередь, помогают живущие в их клетках эндосимбионты — бактерии *Bacteroidales* (в каждом жгутиконосце постоянно обитают порядка 100 тыс. *Bacteroidales*), которые вырабатывают целлюлазу — фермент, разлагающий целлюлозу [57]. Оказалось, что, наряду с генами, отвечающими за синтез целлюлазы, в геноме имеются гены, кодирующие ферменты, ответственные за связывание свободного азота атмосферы и превращение его в форму, пригодную для использования не только самими бактериями, но также жгутиконосцами и термитами. В частности, это гены, отвечающие за синтез нитрогеназы — важнейшего фермента, осуществляющего расщепление тройной связи в молекуле азота, и гены, кодирующие другие необходимые для азотфиксации белки. Но, помимо связывания атмосферного азота и перевода его в NH_3 , эти бактерии, по-видимому, способны утилизировать продукты азотного обмена, которые образуются в ходе метаболизма самих простейших. Поскольку связывание азота требует больших энергетических затрат, способность к утилизации помогает снизить суммарные энергозатраты всей системы «термиты — жгутиконосцы — бактерии».

У подавляющего большинства растительоядных животных отсутствуют ферменты для расщепления растительных полимеров (главным из которых является целлюлоза). Поэтому практически все животные-фитофаги — это на самом деле симбиотические комплексы, состоящие из животного-хозяина и разнообразных бактерий, грибов или простейших (причем простейшие зачастую сами имеют бактериальных симбионтов). Но роль симбионтов не сводится лишь к расщеплению растительных полимеров, они также способны утилизировать продукты азотного метаболизма и синтезировать многие вещества, отсутствующие в растительной пище, но необходимые животным. Некоторые биохимические процессы в таких коадаптивных системах оказываются четко интегрированными. Например, в системе «тля — бактерия *Buchnera*» важнейшее вещество кофермент *A* (молекулы небелковой природы, которые, специфически соединяясь с соответствующими белками — апоферментами, образуют биологически активную молекулу фермента) совместно синтезируется симбионтами: на первом этапе бактерия синтезирует из пирувата (конечного продукта метаболизма глюкозы в процессе гликолиза) пантотенат (пантотеновая кислота), на втором этапе тля синтезирует из пантотената кофермент *A*, а результат синтеза используется симбионтами вместе [56, 57].

Известны также многочисленные примеры коадаптивного симбиоза между организмами, синтезирующими органику из углекислого газа, и потребителями этой органики. Фотосинтезирующие организмы (растения, одноклеточные эукариоты, цианобактерии) и бактерии-хемосинтетики, использующие для фиксации CO_2 энергию окисления неорганических веществ (сероводорода, метана), поставляют готовую к употреблению органику животным. Широко распространены симбиозы ассоциаций мицелия гриба с корнями высших растений — микоризы (явление впервые было описано **Ф. М. Каменским** в 1879–1881 гг.). В коадаптации растения-микозы со стороны высших растений участвуют все голосеменные, около 70 % однодольных и 80–90 % двудольных. Гриб получает от дерева углеводы, аминокислоты и фитогормоны, а сам адаптирует для всасывания растением минеральные вещества, прежде всего соединения фосфора. Кроме того, гриб обеспечивает дерево большей поверхностью всасывания (за счет формирования нитевидными образованиями гриба плотной разветвленной сети на поверхности и внутри корневой системы растений), что особенно важно в условиях обедненных необходимыми элементами почв.

В результате симбиоза многих водных организмов, особенно малоподвижных (кишечнополостных, губок, асцидий, некоторых червей и моллюсков) с автотрофами создаются симбиотические системы, сочетающие признаки растений и животных (например, коралловые полипы). Автотрофы снабжают эти организмы органикой, полученной в результате фото- или хемосинтеза, а сами помогают организмам избавляться от ко-

У подавляющего большинства растительных животных отсутствуют ферменты для расщепления растительных полимеров (главным из которых является целлюлоза). Поэтому практически все животные-фитофаги — это на самом деле симбиотические комплексы, состоящие из животного-хозяина и разнообразных бактерий, грибов или простейших (причем простейшие зачастую сами имеют бактериальных симбионтов). Но роль симбионтов не сводится лишь к расщеплению растительных полимеров, они также способны утилизировать продукты азотного метаболизма и синтезировать многие вещества, отсутствующие в растительной пище, но необходимые животным. Некоторые биохимические процессы в таких коадаптивных системах оказываются четко интегрированными. Например, в системе «глю — бактерия *Buchnera*» важнейшее вещество кофермент *A* (молекулы небелковой природы, которые, специфически соединяясь с соответствующими белками — апоферментами, образуют биологически активную молекулу фермента) совместно синтезируется симбионтами: на первом этапе бактерия синтезирует из пирувата (конечного продукта метаболизма глюкозы в процессе гликолиза) пантотенат (пантотеновая кислота), на втором этапе глия синтезирует из пантотената кофермент *A*, а результат синтеза используется симбионтами вместе [56, 57].

Известны также многочисленные примеры коадаптивного симбиоза между организмами, синтезирующими органику из углекислого газа, и потребителями этой органики. Фотосинтезирующие организмы (растения, одноклеточные эукариоты, цианобактерии) и бактерии-хемосинтетики, использующие для фиксации CO_2 энергию окисления неорганических веществ (сероводорода, метана), поставляют готовую к употреблению органику животным. Широко распространены симбиозы ассоциаций мицелия гриба с корнями высших растений — микоризы (явление впервые было описано **Ф. М. Каменским** в 1879–1881 гг.). В коадаптации растения-микоризы со стороны высших растений участвуют все голосеменные, около 70 % однодольных и 80–90 % двудольных. Гриб получает от дерева углеводы, аминокислоты и фитогормоны, а сам адаптирует для всасывания растением минеральные вещества, прежде всего соединения фосфора. Кроме того, гриб обеспечивает дерево большей поверхностью всасывания (за счет формирования нитевидными образованиями гриба плотной разветвленной сети на поверхности и внутри корневой системы растений), что особенно важно в условиях обедненных необходимыми элементами почв.

В результате симбиоза многих водных организмов, особенно мало-подвижных (кишечнополостных, губок, асцидий, некоторых червей и моллюсков) с автотрофами создаются симбиотические системы, сочетающие признаки растений и животных (например, коралловые полипы). Автотрофы снабжают эти организмы органикой, полученной в результате фото- или хемосинтеза, а сами помогают организмам избавляться от ко-

нечных продуктов азотного обмена (например, мочевой кислоты или мочевины) и, в качестве «платы за услуги», получают ценный азот.

Самая зависимая форма мутуализма — обитание одного организма (вирусов и бактерий) внутри другого. Клопы семейства *Plataspidae* не могут жить без особых симбиотических бактерий *Ishikawaella*, обитающих в их кишечнике. Самка *Plataspidae* откладывает вместе с яйцами капсулы, содержащие бактерии. Вылупившиеся личинки поедают капсулы, и бактерии попадают в задний отдел средней кишки. Далее средняя кишка пережимается посередине, в результате чего передняя часть пищеварительной системы превращается в «слепой» мешок. Пища перестает поступать в заселенную бактериями часть кишечника, а отходы жизнедеятельности выводятся из полости тела при помощи мальпигиевых сосудов — органов, выполняющих функцию выделения и осморегуляции у ряда наземных членистоногих, прямо в заднюю кишку. Задняя же часть средней кишки щитников служит местом размножения бактерий. Бактерии обеспечивают клопов необходимыми питательными веществами, поэтому отсутствие симбиотических капсул в кладке приводит к резкому увеличению смертности личинок и замедлению их роста. Эволюция этих симбионтов происходила синхронно: возникновение нового вида клопа всегда сопровождалось появлением новой разновидности бактерий. Более того, несмотря на то что бактерии живут в полости кишечника, а не внутри клеток, у них обнаружена характерная черта внутриклеточных симбионтов — преобладание в геноме, размер которого составляет порядка 0,8 млн пар оснований, нуклеотидов *A* и *T* [58]. У обычных кишечных бактерий, таких как кишечная палочка *E.coli*, геном обычно в несколько раз больше, а геномы столь малого размера характерны для внутриклеточных симбионтов.

Симбиоз организмов может нивелировать температурный фактор среды. Устойчивость тлей к высоким температурам определяется генетическими особенностями их симбионтов — бактерий *Buchnera*, синтезирующих для тлей аминокислоты, витамины и другие вещества. За период жизненного цикла тли в ее клетках сменяется несколько поколений *Buchnera*. А поскольку в результате мутаций и отбора генофонд бактерий меняется, бактерии потомков генетически могут существенно отличаться от родительских. В норме белок бактерий, кодируемый геном «теплового шока» — *ibpA*, помогает выдержать тле перегревание, а у мутантов при перегреве этот ген не активируется. Но поскольку в ходе эволюции создаются сбалансированные системы, тли с мутантными бактериями при пониженных температурах быстрее размножаются. В зависимости от климатических условий и времени года направление отбора в популяциях тлей может меняться, в результате чего получают преимущества мутанты и нормальные тли, и оба генетических варианта равноценно сохраняются в природных популяциях. Этому симбиозу уже более 100 млн лет. За это время *Buchnera* потеряла способность к рекомбинации (обмену генами с другими бактериями), ее геном сильно сократился и потерял пластич-

ность, что снизило приспособительные способности бактерии. Причина этой генетической деградации кроется в длительности относительно постоянных условий обитания. Отсутствие необходимых организму трудностей для эффективной эволюции снизило возможность самого организма. В результате постепенно бактерии стали очень восприимчивы к очень высоким температурам, что сузило их потенциальный ареал [59].

Трава *Dichantherium lanuginosum*, растущая на горячих геотермальных почвах в Йеллоустонском национальном парке, также обязана своей термоустойчивостью симбионту — произрастающему в тканях растения грибу *Curvularia protuberata*. Любопытно, что порознь они не выносят перегрева, и помогает им противостоять высоким температурам третий участник симбиоза — РНК-содержащий вирус, обитающий в клетках гриба. Гриб помогает траве освобождаться от побочных продуктов реакции растения на стресс — активных форм кислорода (АФК), а растение дает ему кров и пищу [60].

Иногда на первый взгляд кажется, что перед нами биотические отношения типа «хищник — жертва», но при тщательном анализе они оказываются симбиозом. Несколько видов жалящих муравьев (как правило, это вид *Crematogaster mimosae*), заселяющих акации *Acacia drepanolobium* в кенийских саваннах, коадаптивно взаимодействуют с этими растениями. Муравьи защищают акации от растительноядных животных (как насекомых, так и млекопитающих), а взамен получают пищу — экстрафлоральный (внецветковый) нектар, выделяемый железами молодых стеблей акации, и кров. Кроме того, они разводят и защищают «фермы» щитовок, которые пьют сок акации и могут разносить болезни (т. е. выступают в качестве паразитов по отношению к растению), но необходимы муравьям в качестве поставщиков питательных экскрементов, содержащих много углеводов (коадаптация). Если удалить из сообщества крупных млекопитающих, питающихся акацией, деревья начинают экономить нектар и реже образуют вздутия в основании шипов, которые служат муравьям кровом. В результате разрыва трофической цепи на смену муравьям-симбионтам приходят другие менее дружественные виды и другие вредные насекомые, и, следовательно, формируется другой тип отношений [61].

Примером протокооперации может служить сельскохозяйственная деятельность человека, выращивание муравьями грибов и «союз» крабов с кишечнополосными (которые, прикрепляясь к крабам, поглощают остатки их пищи и используют их в качестве транспортных средств, и в дополнение к этому защищают «хозяев» своими стрекательными клетками). Биологические партнеры (грибы и муравьи, крабы и кишечнополосные) в зависимости от условий могут существовать как взаимопольно, так и самостоятельно.

2. *Комменсализм* — тип взаимоотношений, полезных для одной стороны и безразличных для другой. Примером могут служить бобовые (например, клевер) и злаки, совместно произрастающие на почвах, бедных

доступными соединениями азота, но богатых соединениями калия и фосфора. Если злаки не подавляют бобовые, то последние обеспечивают злаки дополнительным количеством азота, но лишь до тех пор, пока почва бедна азотом и злаки не могут сильно разрастаться. Если же, в результате активной работы азотфиксирующих клубеньковых бактерий разросшихся бобовых, в почве накапливается достаточное количество доступных для растений соединений азота, этот тип взаимоотношений сменяется конкуренцией. А результатом, как правило, является полное или частичное вытеснение менее конкурентоспособных бобовых из фитоценоза.

Другой вариант комменсализма: односторонняя помощь растения-«няни» другому растению. Так, береза или ольха защищают молодые ели от прямых солнечных лучей. Как правило, взрослая ель начинает вести себя как очень сильный конкурент и подавляет своих «нянь». В таких же отношениях состоят засухоустойчивые кустарники (из семейств яснотковых и астровых) и кактусы в Южной Америке. Обладая особым типом фотосинтеза (протекает днем при закрытых устьицах), молодые кактусы сильно перегреваются и страдают от прямого солнечного света, поэтому их полноценное развитие возможно только в тени засухоустойчивых кустарников.

3. *Аменсализм* — тип взаимоотношений, при котором один вид (аменсал) претерпевает угнетение функций жизнедеятельности, а второй (ингибитор) таким изменениям не подвержен. Аменсализм широко распространен в мире растений, где ингибирующим фактором является либо отрицательное средообразование (одностороннее или, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду веществ, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (аллелопатия). Примером одностороннего отрицательного средообразования может служить влияние деревьев-доминантов на виды трав и мхов, произрастающие в нижних ярусах. Под кроной деревьев уменьшается освещенность и повышается влажность воздуха, а в результате разложения опавших листьев почвы обедняются, поскольку при этом образуются кислоты, способствующие вымыванию элементов минерального питания вглубь почвенного слоя (таким значительным средообразующим видом является ель).

4. *Паразитизм* — антагонистический вид сосуществования организмов, не связанных между собой филогенетически, разнородных генетически и сосуществующих в течение продолжительного периода времени. Формы паразитизма и связанные с этим взаимные адаптации паразитов и их хозяев чрезвычайно многообразны, и основными формами являются: *эктопаразитизм* — паразит обитает на теле хозяина (клещи, блохи и др.) и *эндопаразитизм* — паразит живет в теле хозяина (паразитические черви, простейшие и др.). По степени плотности связей паразита и хозяина выделяют: *облигатный паразитизм* (паразит способен жить только за счет хозяина) и *факультативный* (паразит, как правило, ведет свободный образ жизни и лишь при особых условиях переходит к паразитическому сущест-

вованию). По продолжительности связи с хозяином паразиты делятся на постоянных и временных. Существуют также различные формы «социального паразитизма» (например, некоторые виды рыб, птиц и насекомых подкидывают свои яйца другим животным).

Переход к паразитическому образу жизни обычно сопровождается дегенерацией: утрачиваются органы пищеварения, теряется подвижность, изменяется форма тела. Для паразитов характерна очень большая смертность и, следовательно, большая плодовитость (порой миллионы особей в год). К паразитам относятся многие болезнетворные бактерии и простейшие, некоторые грибы, вьющиеся лианы, паразитические формы имеются и среди представителей большинства типов животных. Степень вирулентности паразита зависит от адаптированности хозяина к присутствию паразита и паразита к защитной тактике хозяина. Если хозяин приобрел в ходе эволюции эффективные меры защиты, паразита ожидают серьезные затруднения в результате атаки, в противном случае более адаптированным является паразит. Так, почвенные бактериофаги быстрее вырабатывают способы инфицирования, чем бактерии находят способы защиты от них. Это объясняется большей генетической пластичностью бактериофагов и их большим генетическим разнообразием по сравнению с бактериями [62].

Паразиты могут использовать самые изощренные способы достижения цели. Так, бактериям рода *Wolbachia*, обитающим в клетках большого числа наземных беспозвоночных (двукрылых, прямокрылых, перепончатокрылых, клещей и др.), часто удается заразить до 100 % яиц. К основным способам воздействия *Wolbachia*, определяемым штаммом бактерии и генотипом хозяина, относятся следующие [63,64]:

1. Цитоплазматическая несовместимость (наиболее широко распространенный тип): при скрещивании зараженных самцов с незараженными самками эмбрионы гибнут на ранних стадиях развития.
2. Переход к партеногенетическому размножению у некоторых членистоногих (перепончатокрылых, трипсов, ногохвосток и клещей). В норме у них из неоплодотворенных яиц развиваются самцы, а из оплодотворенных — самки. А в результате вмешательства бактерии в процесс онтогенеза нарушается нормальный цикл развития насекомого: когда неоплодотворенное яйцо вступает в фазу первичного митоза, *Wolbachia* останавливает этот процесс в анафазе (т. е. когда хромосомы уже удвоились, а дочерние ядра еще не разделились). Яйцо становится диплоидным, и из него развивается самка.
3. Рост численности самок в популяции (у некоторых бабочек и мокриц) путем воздействия бактерии на систему выработки андрогенного гормона: при наличии гормона из эмбриона развивается самец, а при отсутствии — самка. Бактериям выгодно сдвигать соотношение полов в популяции хозяев в сторону преобладания самок, поскольку *Wolbachia* не может передаваться со сперматозоидами.

4. Гибель мужских эмбрионов наступает лишь в том случае, если численность *Wolbachia* в яйце достигает порогового уровня.

Имеются в природе и случаи, когда организмы сочетают разные формы симбиоза. Глубоководные черви вестиментиферы могут существовать только в симбиозе с автотрофными бактериями, которые производят органическое вещество из CO_2 посредством реакции окисления сероводорода H_2S . Вестиментиферы — это крупные (иногда до двух метров в длину) черви, ведущие прикрепленный образ жизни и обычно образующие плотные скопления особей, и, пожалуй, самые известные обитатели гидротермальных экосистем океанического дна. Большую часть внутри их организма занимает специальный орган — трофосома, в клетках которой и живут симбиотические бактерии. Сначала бактерии осваивают личинки, проникая через их кожные покровы, а затем постепенно проникают в участок мезодермы между спинным кровеносным сосудом и передним кишечником. Здесь и начинается развитие нового органа — трофосома. При этом идет разрушение тканей, которые были затронуты при проникновении симбионтов, кишечника и других органов, служивших только личинке, — апоптоз. Таким образом, бактерии-паразиты заменили морскому червю органы пищеварения и выделения [65]. Как видим, приведенный пример нельзя отнести к 100%-му паразитизму. С одной стороны, перед нами явные признаки деградации — разрушение системы пищеварения, а с другой стороны, бактерии стали необходимой частью этой системы.

Муравьи-листорезы и жуки-лубоеды *Dendroctonus frontalis* разводят плантации грибов — «агросимбиозы». И каждый раз имеется свой паразит и свой «спасатель». Муравьям мешает специализированный паразит — аскомицетовый грибок *Escovopsis*, способный, при отсутствии должного надзора, в считанные дни уничтожить посевы, а помогают актинобактерии *Pseudonocardia*, вырабатывающие антибиотик для уничтожения *Escovopsis* [66]. Это очень древняя группа прокариот, представители которой образуют ветвящиеся нитевидные многоклеточные структуры, похожие на грибницу, поэтому до недавних пор актинобактерий считали грибами и называли «актиномицетами». Адаптация гриба-паразита к антибиотику идет медленнее адаптации бактерий — они имеют всегда в запасе новые штаммы, причем эти штаммы различны для разных муравейников. У всех видов муравьев-листорезов имеются железистые образования, которые выделяют вещество, способствующее росту бактерии, и служат им жильем. Для привлечения бактерий листорезы в ходе эволюции наращивали число железистых образований, пока они не покрыли всё тело. То есть в этом случае мы имеем дело с двумя организмами, эволюция которых пошла во взаимовыгодном направлении: муравьи совершенствовали свой организм в соответствии с интересами бактерий, а бактерии разрабатывали все новые и новые штаммы антибиотиков.

В случае с жуками-лубоедами в качестве паразита выступает гриб-сорняк *Ophiostoma*, который действует с помощью симбионтов — клещей. Клещи питаются грибом *Ophiostoma* и, перемещаясь с одного дерева на другое на жуках-лубоедах, помогают грибу расширять ареал. У клещей, в свою очередь, также имеется партнер — гриб *Ceratocystiopsis*, который не только состоит в симбиотических отношениях с клещами, но и служит пищей личинкам жука. Но есть еще один участник союза — опять же антибиотик микангимицин, который эффективно подавляет рост гриба-сорняка посредством антибиотика микангимицина. Правда, это средство негативно воздействует и на полезный гриб *Entomocorticium sp. A*, но если для нейтрализации паразита требуется микангимицин в достаточно низких концентрациях, то для торможения роста полезного гриба эта концентрация должна быть повышена в 20 раз. А поскольку антибиотик поступает в систему в одной концентрации, он фактически безвреден для *Entomocorticium sp. A* [67].

Опаснейшими врагами тлей являются наездники, личинки которых развиваются в их теле, но есть у тлей (гороховых) и защитники — симбиотическая бактерия *Hamiltonella defensa*, обитающая в клетках многих насекомых, в том числе и тлей. Как и многие другие внутриклеточные симбионты, эта бактерия наследуется по материнской линии (бактерия проникает в яйца, откладываемые зараженной самкой). Гамильтонеллы различаются по своим защитным свойствам: одни обеспечивают защиту тли от наездника, уничтожая до 80–90 % личинок паразита, другие защищают хозяина гораздо хуже, третьи не защищают вовсе. Но всех их объединяет одно — защитные свойства *Hamiltonella defensa* обусловлены ее зараженностью вирусом-бактериофагом APSE (*A. pisum secondary endosymbiont*), в геноме которого содержатся гены белков, токсичных для личинок наездников [68]. Но и многие наездники способны защищать свои позиции: они внедряют в тела насекомых, кроме своих яиц, «вирусоподобные частицы» — ДНК-вирусы (*Polydnavirus, PDV*), которые помогают личинкам паразита подавить иммунную защиту хозяина. *PDV*, в отличие от обычных вирусов, не содержат специфических вирусных генов, необходимых для размножения. Потомство *PDV* образуется только в яичниках самки наездника: яичники синтезируют *PDV* аналогично тому, как органы многоклеточных организмов синтезируют различные вещества и молекулярные комплексы. Как выяснилось, гены, управляющие формированием этих частиц, были приобретены паразитическими насекомыми от подлинного вируса, который 100 млн лет назад (в середине мелового периода, когда происходила быстрая сопряженная диверсификация цветковых растений и насекомых) вошел в геном их предка. Затем гены перестали включаться в вирусные частицы, но продолжают работать, обеспечивая сборку этих частиц. Симбиоз наездника с вирусом оказался выгодным, что дало начало 17 тыс. современных видов наездника [69].

5. *Альтруизм как высшая форма симбиоза. Социальный симбиоз.* Термин «альтруизм» был предложен французским мыслителем **О. Контом** (1798–1857) для выражения социального чувства взаимопомощи. **Ч. Дарвин** и его последователи в области эволюционной этики отмечали, что альтруизм был одним из биологических инструментов приспособленности организмов (от бактерий до животных) и является основным фактором формирования человеческого общества. Человечество в ходе эволюции многократно проходило групповой отбор, в результате которого выживали группы, у которых закреплялось индивидуальное поведение, увеличивающее возможности приспособления и размножения группы, даже в ущерб отдельному человеку. Но только достижения эволюционной генетики позволили показать биологические основы альтруизма.

Одно из основных направлений эволюции — тенденция к объединению организмов в социальные группы — «сверхорганизмы», в основе которых лежит альтруизм. Колонии общественных насекомых — классический пример сверхорганизмов, основанных на альтруистической кооперации. В настоящее время можно выделить три теории механизмов, обеспечивающих распространение в популяции «генов альтруизма» [70]:

- родственный отбор (*kin selection*);
- прямой реципрокный альтруизм («ты мне — я тебе»);
- непрямой реципрокный альтруизм (как средство повышения социального статуса).

Как видно, все три механизма — проявление разумного эгоизма, хотя создатели теории родственного отбора **Дж. Холдейн** и **У. Гамильтон** теоретически предполагали существование и «чистого» альтруизма. Теория родственного отбора дает достоверное объяснение сути альтруизма: помогая выжить близкому родственнику, животное способствует сохранению и распространению своих собственных генов в последующих поколениях; и объясняет, почему из всех насекомых альтруистическое поведение наиболее широко распространено среди перепончатокрылых (пчел, ос, муравьев). В этом отряде диплоидный набор хромосом имеют только самки, а у самцов набор хромосом гаплоидный, поэтому самкам выгоднее заботиться о сестрах, чем о собственных детях (с сестрами их объединяют 75 % общих генов, а с детьми — 50 %). Поэтому у многих перепончатокрылых подавляющее большинство самок отказывается от участия в размножении, посвящая себя заботе о чужих детях. Но если у муравьев и пчел этот альтруизм закреплен генетически (рабочие особи не способны к размножению), то у многих ос ситуация иная. Все осы в гнезде — родственницы, но степень родства значительно варьирует. Осы, ведущие общественный образ жизни, тем охотнее помогают родственницам в выкармливании потомства, чем ниже их шансы занять место «царицы» и произвести на свет собственных детей. А потенциальные осы-матери отлынивают от общест-

венно-полезных работ, сохраняя себя для потомства. Иногда «рабочие» особи «эгоистично» откладывают собственные яйца, которые тут же уничтожаются другими особями, потому что доминировать в популяции должны только близкие родственники [71]. Есть еще один аспект успешного функционирования «коллективного организма», связанный с межгрупповыми взаимодействиями. Если особь может успешно размножиться только в составе коллектива, успешного в межгрупповой конкуренции, то отбор будет действовать уже не на индивидуальном, а на групповом уровне.

Слаженность действий социального организма подобна слаженности многоклеточного организма. Но в отличие от многоклеточного организма, управляемого центральной нервной, эндокринной и другими центральными системами, координированное поведение группы организмов регулируется иными способами.

У одноклеточных организмов это, как правило, химическое сигнальное вещество, выделяемое всеми бактериями в популяции, и когда его концентрация в среде достигает порогового значения, все клетки дружно меняют свое поведение. Например, при выделении аттрактанта социальные бактерии собираются в большие скопления. На молекулярном уровне изменение поведения микробов вызывается резкими изменениями уровня активности определенных генов: гены реагируют на пороговый уровень возбуждения рецепторов, а рецепторы, в свою очередь, реагируют на сигнальное вещество. Но специфическая система предупредительной сигнализации характерна и для растений, причем по отношению не только к агрессорам, но и к собратьям. При повреждении листьев насекомыми растения выделяют летучие вещества, предупреждающие соседей о возможном нападении, а те, в свою очередь, усиливают средства химической защиты, спасаясь от вредителей. И этот процесс оказался дифференцированным по времени суток. Например, табак (*Nicotiana tabacum*) для защиты от гусениц выделяет летучие вещества, привлекающие врагов гусениц — наездников, причем в дневное время, когда наездники активны. А в ночное время это растение выделяет другие вещества, отпугивающие самок насекомых, которые откладывают яйца на листьях, что позволяет снизить численность гусениц. И предупреждать об опасности растениям выгодно только ближайших родственников, потому что тем самым они снижают конкуренцию за ресурсы между своим видом/популяцией и другими претендентами.

О. Конт емко выразил механизм альтруизма — «живи для других», а сообщество почвенных бактерий *Bacillus subtilis* реализует это высказывание не в переносном, а в прямом смысле. *B. subtilis* используют различные механизмы выживания: отращивают жгутики, дающие им подвижность; принимают коллективные решения на основе химических сигналов особей в популяции (как и предыдущих случаях, при достижении порогового уровня химического вещества в среде); собираются в многоклеточные организмы, а если плотность популяции очень высока и пищи недос-

таточно — превращаются в споры, устойчивые к неблагоприятным воздействиям. В состоянии спор у части популяции *B. subtilis* срабатывает генный «переключатель», состоящий из ключевого гена-регулятора (*Spo0A*) и нескольких других генов, по принципу положительной обратной связи взаимно усиливающих воздействие друг друга. Активизация этого гена вызывает цепную реакцию, частью которой является производство клеткой токсина, убивающего другую часть бактерий — обладателей несработавшего генного «переключателя». Погибшие клетки распадаются, а полученная органика идет на корм «убийцам». Суть процесса в следующем: на мембране бактерии имеется защитный белок (*SdpI*), выполняющий параллельно две функции: нейтрализует клетку от токсина и инактивирует другой белок (*SdpR*), блокирующий производство защитного белка. А у «жертв» защитный белок блокируется еще одним белком — *AbrB*, отключить который можно только путем включения гена-регулятора, но у этой части популяции он выключен самими бактериями-альтруистами. И из поколения в поколение передается «выключение» гена-регулятора у 50 % популяции [72].

У многоклеточных организмов согласованные изменения поведения особей в популяции тоже широко распространены. Достаточно вспомнить, что серотонин, достигнув пороговой концентрации, всего за два часа превращает пустынную саранчу в сплоченный коллектив хищных налетчиков (см. раздел «Пространственно-временные характеристики распределения популяций»). Такой же механизм действует в популяциях многих птиц и рыб. В период нереста сельдь каждый вечер организуется в громадные скопления (плотность достигает порогового значения $0,2 \text{ рыб/м}^2$, а в скоплениях достигает $2\text{--}5 \text{ рыб/м}^2$), которые согласованно плывут на мелководье для размножения (несмотря на то что на мелководье их ожидает гораздо большее количество хищников, чем на глубине). Более того, скопление рыб разрастается со скоростью, на порядок превышающей скорость, с которой может плыть каждая отдельная рыба. «Чувство кворума» (*quorum sensing*) у всех организмов вызывает синхронизацию действий, но вне зависимости от сложности этих организмов их переход к коллективному поведению регулируется плотностью популяции [73].

В литературе нередко можно встретить высказывания относительно того, что процесс выделения свободного кислорода автофототрофами в атмосферу Земли при фотосинтезе — процесс случайный, необязательный, хотя и оказавшийся полезным для консументов и редуцентов. Повидимому, это совсем не так!

Есть все основания полагать, что процесс выделения молекулярного кислорода фотосинтезирующими эукариотами стал величайшим в истории биосферы актом альтруизма, направленным на формирование современной биосферы, уникальная устойчивость которой базируется на сбалансированном взаимодействии «царств», ее составляющих, посредством обобществленных круговоротов вещества и энергии.

Разделение биосферы на царства прошло через бифуркацию «прокариоты — эукариоты». Первые прокариоты возникли в процессе эволюции около 3,5 млрд лет назад, тогда же в архее от них примерно 2,8 млрд лет назад произошли эукариотические организмы — домен (надцарство) живых организмов. Животные, растения, грибы, а также группы организмов под общим названием протисты — все являются эукариотическими организмами. Они могут быть одноклеточными и многоклеточными, но все имеют похожую структуру клеток, имеют общее происхождение. Группа ядерных рассматривается как монофилетический таксон наивысшего ранга.

Предложено несколько вариантов деления надцарства эукариот на царства. Ранее выделяли царства растений и животных. Затем было выделено царство грибов, которые из-за биохимических особенностей не могут быть причислены ни к одному из этих царств. Сейчас выделяют также царства простейших, миксомицетов, хромистов. В некоторых системах насчитывается до 20 царств.

Деление биосферы на царства выглядит недостаточно адекватным с точки зрения современной науки, но Природа об этом не знает, и два неразрывно связанных между собой важнейших блока: фотосинтезирующих с выделением молекулярного кислорода организмов и организмов, окисляющих органику, обусловили незыблемую устойчивость биоценозов и биосферы в целом в процессе их коэволюции. Для нас непреложным остается деление на продуцентов, консументов и редуцентов.

В экосистемах обычно бывает 4–5 трофических уровней и, изредка, — больше 6. Практически все продуценты — фотоавтотрофы, т. е. зеленые растения, водоросли и некоторые прокариоты, например цианобактерии (раньше их называли сине-зелеными водорослями). Заметим, что роль хемоавтотрофов в масштабах биосферы пренебрежимо мала. К консументам первого порядка относятся фитофаги, гетеротрофы, поедающие продуцентов, т. е. растительноядные животные, или фитофаги. Некоторые консументы первого порядка не поедают растения, а паразитируют на них. Консументы второго порядка едят фитофагов, т. е. являются плотоядными организмами. Консументы третьего порядка и консументы более высоких или смешанных по иерархии порядков также являются плотоядными. В некоторых экосистемах до 80 % первичной продукции не потребляется фитофагами. Мертвый растительный материал становится добычей организмов, питающихся детритом (детритофагов) или редуцентов (деструкторов).

Как мы уже говорили, решающую роль на начальном этапе эволюции эукариот сыграл симбиогенез — симбиоз между эукариотической клеткой, уже приобретшей ядро и способной к фагоцитозу, и «захваченными» этой клеткой бактериями — предшественниками митохондрий и пластидов. Эукариоты либо сами аккумулируют солнечную энергию в виде химических соединений и неравновесных электрохимических градиентов на клеточных мембранах, а также синтезируют биомолекулы, либо исполь-

зуют запасенные сородичами энергию и биомассу, трансформируя их с помощью атмосферного кислорода.

В чем же состоит альтруистичность древних продуцентов? Уникальность обсуждаемого древнего события состоит в том, что сложившееся и успешное царство древних продуцентов — фотосинтезирующих прокариот и эукариот — взяло на себя заботу о создании зеркальных царств, не связанных непосредственно с необходимостью улавливать солнечные кванты для обеспечения жизнедеятельности. Автофототрофы (особенно эффективно — высшие растения) выработали возможность выделять в атмосферу свободный кислород и предоставили свою отмирающую биомассу новому царству животных, обретшему возможность быть подвижным, быстро и многими путями эволюционировать и, главное, мыслить.

Действительно, размеры прокариотических клеток несоизмеримо меньше, и поэтому в процессе эволюционного развития эукариот у них возникла проблема снабжения организма большим количеством пищи. Как следствие, среди эукариот появляются первые настоящие, подвижные хищники.

Развитие сети симбиотических взаимодействий недостаточно рассматривать исключительно на уровне трофических отношений. Связанные круговоротами энергообмена, углеродного и кислородного циклов (и многими другими циклами) и, что не менее важно, информационными регуляторными связями популяции составили устойчивую биоту геобиоценозов.

Фотосинтезирующие организмы кислородного типа (т. е. те, которые выделяют кислород за счет энергии солнечного света, поглощаемого фотосинтетическим аппаратом) появились на Земле около 3 млрд лет назад (не позднее 2 700 000 лет назад). Это были цианобактерии. В то же самое время концентрация кислорода в атмосфере начала расти, но она была относительно невелика вплоть до появления высших растений. Высшие растения начали «процветать» приблизительно 500 млн лет назад. Произошло резкое увеличение концентрации кислорода. Причины? Точно не можем ответить, но, видимо, сказались какие-то геохимические процессы, связанные с изменениями статуса железа в биосфере. Но в любом случае, начиная с этого времени, растительный мир стал ответственным за поддержание высокой концентрации кислорода (21 %) в атмосфере биосферы. Началось бурное развитие животного мира. И только тогда сформировался взаимопользительный симбиоз на уровне царств — растения «помогли» животным, которые смогли окислять растительную биомассу. Те, в свою очередь, стали «помогать» растениям. Примеров много, но один из самых ярких — выделение CO_2 , который нужен растениям для фотосинтеза. Другие примеры — перенос семян птицами, опыление цветковых насекомыми, формирование структуры почв дождевыми червями и т. д. То же касается и детритофагов. Но до этого совершился акт альтруизма.

Альтруизм — это помощь другим за счет самопожертвования. Подобно тому как химическая система, преодолевая кинетический барьер,

затрачивает энергию на его преодоление, но затем переходит в более выгодное состояние, альтруизм также предполагает некие временные потери. Другой пример — венчурный капитал — долгосрочные инвестиции, вложенные в ценные бумаги или предприятия с высокой или относительно высокой степенью риска, в ожидании чрезвычайно высокой прибыли. Также и во взаимоотношениях растительного мира с животным пример «альтруизма» очевиден. Кислород, как известно, противостоит фотосинтезу. Ключевым ферментом цикла *Кальвина*, в котором происходит фиксация кислорода из воздуха с образованием углеводов (это происходит за счет энергии солнечного света и это, по определению, называется «фотосинтезом»), является древний фермент Рубиско — самый распространенный белок в природе ($\geq 50\%$ биомассы в биосфере). При избытке кислорода Рубиско начинает работать «налево» — он отдает электроны не в цикл Кальвина (фотосинтез), а на кислород (фотодыхание). Фотодыхание конкурирует с фотосинтезом, это «вредный» процесс (конечно, все это в первом приближении, так как от «паршивой овцы» тоже бывает кое-какая польза). Таким образом, фотосинтетический аппарат, выделяя кислород, который необходим для жизни животных, сам себе вредит. За сотни миллионов лет природа выработала различные биохимические и структурно-функциональные механизмы защиты фотосинтетического аппарата от такого побочного действия кислорода. В частности, это C_4 -фотосинтез, при котором Рубиско изолирован от кислорода, но для реализации C_4 -фотосинтеза требуются дополнительные затраты энергии.

Итак, «сухой остаток» состоит в том, что растения, «помогают» животным, но не только симбиотически, а с элементами начального альтруизма. «Фотосинтезируя» и выделяя кислород, растения обеспечивают жизнь животного мира и мира редуцентов, но тем самым «затрудняют» свою собственную жизнь из-за высокой концентрации кислорода в атмосфере. Исходный акт альтруизма со стороны фотоавтотрофов, сопровождавшийся временными потерями, за счет возникших множественных симбиозов, трофических и регуляторных, существенно ускорил круговорот углерода, кислорода, других элементов в биосфере. Фитофаги за счет усиления оттока энергии и вещества ускорили эволюцию автотрофов, способствуя увеличению биоразнообразия. Сигнальные взаимодействия в биоценозах нелинейно возрастали с ростом биоразнообразия. Больше симбиозов — больше обратных связей, больше скорость круговоротов, больше информационных связей, выше уровень гомеостаза, — биоценозы, биосфера обрели повышенную устойчивость.

Отметим, что активная среда формируется лишь при обязательном участии в социальных взаимоотношениях конкуренции и симбиоза как положительных и отрицательных прямых и обратных близкодействующих и дальнедействующих связей. Возникающие таким образом «сверхорганизмы» как раз и составляют активную среду. Это неоднородные, нелинейные и

неравновесные системы, поэтому малые флуктуации способны развиваться в «гигантские» за счет существования отрицательных и положительных обратных связей. Это открытые системы, осуществляющие обмен информацией, энергией и веществом не только с особями популяции, но и со средой обитания и посредством этой среды (аттрактанты и др.). «Сверхорганизмы» являются одновременно биологическими и социальными системами, и как у всех самоорганизующихся систем, процесс их жизнедеятельности во времени и пространстве осуществляется в колебательном режиме (гомеостаз, «волны жизни», автоволновой режим).

Перед нами картина активной возбудимой среды, характеризующейся:

- распределенным ресурсом (имеется в виду как организменный, так и генетический ресурс «сверхорганизмов»), поддерживающим в пространстве и времени эволюцию структуры и функций этой системы;
- когерентностью возбудимых элементов — особой социального организма (достаточно вспомнить поведение сельди или бактерий *Bacillus subtilis*);
- постоянным расширением границ ареала, и часто спонтанным («набеги» саранчи);
- вариабельностью возбудимых элементов в результате отбора;
- неаддитивностью проявления всех факторов, регулирующих самоорганизацию системы.

5.2.2.2. Конкуренция

Недостаточно преуспеть. Другие должны проиграть.

Гор Видал

Конкуренция — это антагонистический тип взаимоотношений между особями одного вида (внутривидовая конкуренция) или между особями разных видов, находящихся на одном трофическом уровне (межвидовая конкуренция), в борьбе за ресурсы. Согласно *принципу конкурентного исключения*, численность и плотность устойчиво сосуществующих видов/популяций не может превышать числа лимитирующих их плотностно-зависимых факторов (физико-химических, географических, биологических и экосистемных). А способы подавления противника могут быть различными, включая даже растворение клеток и торможение биохимических процессов дыхания в результате выделения некоторыми организмами (растениями, грибами, бактериями) в окружающую среду химических веществ (алколоидов, терпенов).

Чередование последовательных идиоадаптаций со временем может привести к тому, что каждый вид в пределах одного трофического уровня будет занимать свою нишу, и конкуренция будет сведена к минимуму. Из-

менения условий обитания могут оказывать содействие по тем или иным причинам более адаптированным в данный отрезок времени видам/популяциям, вследствие чего на определенной стадии селективным преимуществом обладает вид А, а на другой — вид В. В этом случае оба вида будут сосуществовать в условиях циклического равновесия, при условии сохранения остальных управляющих параметров. В некоторых водоемах, характерных для засушливых территорий, совместно обитают зеленые водоросли, относящиеся к видам *Haematococcus*, *Chlamydomonas*, *Scenedesmus* и *Chlorella*. При пересыхании водоемов создаются благоприятные условия для представителя *Haematococcus*, а для остальных водорослей неблагоприятные — стоячая вода. В условиях постоянной и частой смены этих условий сосуществование данных противоположных по своим предпочтениям зеленых водорослей может продолжаться бесконечно долго. Экологически сходные виды/популяции при наличии других стабилизирующих факторов могут сосуществовать, никогда не достигая стадии прямой межвидовой конкуренции. Например, численность популяций растительноядных животных часто удерживается на низком уровне хищниками. В результате именно хищники препятствуют росту межвидовой конкуренции за пищу между растительноядными и способствуют сосуществованию. В других случаях может быть достигнуто равновесие, при котором успешному существованию видов помогает присутствие конкурентов (своеобразная «симбиотическая конкуренция»). Наконец, может возникнуть ситуация, когда один из видов будет полностью подавлен другим — замещение видов. Первые эксперименты по замещению видов были проведены Гаузе (1934) на двух видах парамеций *P. aurelia* и *P. Caudatum*. Во всех случаях, когда два вида *Paramecium* вынуждали к конкуренции в однородной культуральной среде, один вид всегда вытеснял другой. Замещение видов часто происходит в природе. Согласно некоторым оценкам, 98 % ныне живущих семейств позвоночных произошли от примерно 8 видов, существовавших в раннем мезозое. И, как полагают, эти виды составляют лишь незначительную часть от того множества видов позвоночных, которые населяли Землю в то время. В естественных условиях это длительный процесс, поэтому в любой данный момент времени, как правило, существует несколько конкурирующих видов, находящихся на стадии незавершенного замещения. Например, число видов фитопланктона в некоторых озерах больше числа ниш для этих видов, и одним из возможных объяснений этого дисбаланса может служить незавершенность процесса замещения.

Высокое биоразнообразие сообществ повышает их устойчивость и способствует выживаемости видов/популяций. Известно, что чем больше в сообществе видов, тем выше способность такого сообщества противостоять различным неблагоприятным воздействиям. Эта гипотеза подтвердилась анализом большого массива палеонтологических данных. Учеными было установлено, что палеосообщества с высоким родовым разнообрази-

ем существовали в среднем дольше и вымирали реже по сравнению с родами, обитавшими в более простых сообществах [74]. Например, если допустить, что в сообществе существует только один вид хищников, охотящийся на многие виды жертв, то снижение численности одного из видов жертв не скажется на численности хищников, а потому они могут без ущерба для себя уничтожить вымирающий вид. Но если сообщество многовидовое, у каждого вида хищников ниши сужаются — каждый питается ограниченным пищевым ресурсом. При снижении в таком сообществе численности какого-либо вида уменьшается количество специализированных хищников и паразитов, следовательно, вымирающий вид-конкурент получает шанс на восстановление. Иными словами, жизнь в биоразнообразном сообществе, при прочих равных условиях, снижает вероятность вымирания конкурирующих видов. Если в экосистеме наблюдается увеличение биоразнообразия, следовательно, этот процесс должен активироваться системой сложных положительных обратных связей. Например, инвазийные виды, создавая новые ниши для потомков, способствуют разветвлению популяций на разных трофических уровнях, т. е. вызывают цепную реакцию видообразования посредством аллопатрии и симпатрии. Такой же эффект может наблюдаться при условии нивелирования системой негативных антропогенных воздействий (например, самоочищение почв).

Как это ни странно прозвучит в контексте классического понимания конкуренции, кооперация видов способствует снижению конкуренции. Как выяснилось, большинство природных сетей кооперативных взаимодействий характеризуются высокой степенью сложности и многоуровневости взаимосвязей между элементами системы («вложенности»), т. е. природные сообщества организованы таким образом, чтобы максимально усиливать положительный эффект, оказываемый кооперацией на видовое разнообразие. Когда какой-нибудь вид внедряется в уже существующее сообщество, вероятность того, что он сможет стать его постоянным членом, зависит, во-первых, от интенсивности конкурентной борьбы, а во-вторых, от выбора «друзей». Пришелец, как правило, вступает в сообщество в роли специалиста (например, если это растение, для него найдутся единичные виды опылителей), поэтому для закрепления своих позиций ему необходимо дружить с генералистами. В этом случае «пришелец» станет «жосвенным другом» многих других растений, и конкурентное давление будет ослаблено. Если же ему удастся «подружиться» со специалистом, скорее всего, данный вид не приживется в данном сообществе. Следовательно, видовой состав сообщества будет пополняться преимущественно за счет поддержания высокого уровня «вложенности» структуры кооперативных связей входящих в сообщество популяций. Так, симбиотические взаимоотношения между растениями и насекомыми могут сглаживать негативный эффект конкуренции внутри каждой из двух групп. Особенно четко этот эффект проявляется в том случае, если каждое растение опыляется всеми видами насекомых.

При этом для каждого вида растений остальные растения оказываются не только врагами-конкурентами, но и «косвенными друзьями», потому что они подкармливают своим нектаром насекомых, опыляющих данное растение. Анализ модели показал, что суммарное число видов, которые могут ужиться в сообществе, зависит от числа мутуалистических связей, их структуры и «вложенности» (*nestedness*). Это означает, что виды-специалисты, имеющие мало «друзей», должны кооперироваться с видами-генералистами (у которых «друзей» много), и наоборот [75].

Если некоторые из кооперативных взаимодействий в системе усилятся, это может дать соответствующим видам большое преимущество в конкурентной борьбе со всеми остальными видами, у которых взаимовыгодные связи остались слабыми. В результате виды, связанные сильными взаимодействиями, быстро вытеснят всех своих конкурентов. Это означает, что резкое усиление популяционной кооперации у одних сообществ теоретически может приводить к вытеснению других популяций, даже к их вымиранию. Не исключено, что подобные процессы сыграли определенную роль в конце мезозоя — начале кайнозоя. В середине мелового периода появились покрытосеменные растения, у которых, видимо, сложились прочные кооперативные отношения с насекомыми-опылителями и млекопитающими — распространителями семян. А динозавры, предположительно, не смогли вступить во взаимовыгодные отношения с новыми доминирующими растениями.

Кстати, в системе связей «хищник — жертва» ситуация противоположная: для снижения конкуренции степень «вложенности» кооперативных связей должна быть низкой. Рассмотрим два варианта. Вступающие в сообщество новые виды/популяции жертв не заинтересованы в том, чтобы на них охотился хищник-генералист, потому что это может привести к обострению их конкуренции с другими жертвами. В результате рост численности одного из видов жертв повлияет на рост численности хищника, уменьшит доступный ресурс, и тем самым второй конкурентный вид жертв начнет вымирать. Если же «пришельцем» является хищник, ему выгодно питаться жертвами-«специалистами», т. е. теми, кто не служит пищей большинству других хищников в данном сообществе. Тем самым исключается конкуренция с другими хищниками и обеспечивается кормовая база [76].

Таким образом, максимальное видовое разнообразие может быть достигнуто в том случае, если кооперативные связи предельно расширены (каждый дружит со всеми, с кем только можно), а связи «хищник — жертва», наоборот, предельно сужены (каждый вид хищников охотится только на один вид жертв). В сложном сообществе теоретически должны существовать более эффективные механизмы поддержания равновесия, основанные на принципе отрицательной обратной связи: рост разнообразия сообществ ведет к росту их устойчивости, что способствует снижению скорости их вымирания и дальнейшему росту биоразнообразия.

Способы размножения. Известно, что особи способны размножаться бесполом или половым путем. При бесполом размножении рост численности вида зависит, в основном, от начальной численности вида, климатических и географических факторов, наличия и численности конкурирующих видов. При половом размножении конкурирующих видов существует ряд определяющих условий [77]:

1. Соответствие территорий обитания вида и поиска конспецифичного партнера. При малых территориях расселения (относительно территории поиска полового партнера) скорость вытеснения одних конкурирующих видов другими, в целом, постоянна. Соразмерность этих территорий приводит к более устойчивому сосуществованию видов. А при величине территории расселения большей, чем радиус поиска полового партнера, причиной сокращения численности вида может быть отсутствие половых партнеров в радиусе поиска. Если же территория расселения вида значительно превосходит территорию поиска полового партнера, то перспективы выживания, в значительной степени, зависят от локальной плотности вида: чем меньше локальная плотность, тем меньше вероятность найти полового партнера.
2. Размеры общего биогеоценоза: чем больше размер экосистемы, тем более устойчиво сосуществование конкурирующих видов.
3. Начальная плотность вида/популяции существенна только при половом размножении, что связано с низкой начальной плотностью популяции и, соответственно, падением вероятности нахождения полового партнера. В результате конкурирующий вид получает явные преимущества на старте. Это условие особенно значимо в случае инвазийных видов. Чрезвычайно высокое разнообразие и плотность деревьев во влажном тропическом лесу (на одном гектаре может быть более 300 видов) порождает конкуренцию, прежде всего за свет. Казалось бы, преимущество в данном случае должно быть за многочисленными видами. Однако поскольку множество редких видов в тропических лесах продолжают существовать, очевидно, что есть механизмы, способствующие их поддержанию. Согласно гипотезе *Джонсона—Коннела*, у каждого вида растений существуют свои специфические враги (животные фитофаги или, что чаще, патогенные грибы и другие микроорганизмы). Допустим, плотность отдельного вида достаточно высока. В этом случае возможны два варианта: если это устоявшиеся популяции, то, вероятнее всего, они «выработали противоядие» к паразитам, а если это «пришельцы», то они с большей вероятностью могут быть подвержены специфическим вредителям. Таким образом, виды, отличающиеся большой численностью на ранних стадиях, как менее приспособленные к новым условиям, могут гибнуть чаще, чем пусть даже малочисленные, но виды-аборигены. Если же растения данного вида разбросаны поодиночке на большой территории, «добраться» до них

патогенным организмам гораздо труднее. Таким образом, конкуренция за свет в тропиках, в частности, может лимитироваться плотностью популяций/видов, адаптацией и численностью специфических врагов.

4. Скорость размножения и численность потомства видов также влияет на скорость вымирания при конкуренции. Чем больше численность потомства, тем быстрее вымирают виды как при половом, так и при бесполом размножении. Так, при половом размножении и плодовитости в 10 потомков на одну пару вымирание конкурирующих видов происходит за первые 50 поколений, в то же время при 4 потомках на пару — к 150-му поколению. При бесполом размножении 1 вид остается на 250-м и 400-м поколениях соответственно [77].

Дифференциация ресурсов. В естественных экосистемах чаще всего территория бывает заселена множеством видов. Иногда в таких случаях срабатывает принцип конкурентного исключения, но иногда видам удается найти способ сосуществования и распределения ресурсной базы, например, за счет *дифференцирования экониши*.

Предположим, что в экосистеме имеются два вида, конкурирующих за ресурсы. Далее процесс может развиваться по следующим сценариям:

1. Количество необходимых ресурсов оказывается недостаточно для выживания обоих видов, что порождает усиление конкуренции, либо ресурсной базы достаточно для выживания только одного вида, тогда второй вид обречен на вымирание. В том и другом случае срабатывает принцип конкурентного исключения.
2. Ресурсная база достаточна для выживания обоих видов. В этом случае виды, конкурирующие за общие ресурсы, могут сосуществовать только при условии ограничения разными факторами, т. е. дифференцируя ниши. Если эти ограничения снимаются, нарушается соотношение видов в экосистеме. В опытах, проведенных в заповеднике Седжвик (*Sedgwick Reserve*) при Калифорнийском университете, изучали растительные сообщества в условиях недостаточности и достаточности ресурса. На площадки, занятые луговой растительностью, в разных комбинациях добавляли элементы минерального питания — азот, фосфор, калий, магний, кальций, воду, а контролем служили площадки, оставшиеся без удобрений и дополнительного полива. Добавление ресурсов привело к увеличению первичной продукции и сопровождалось особо бурным ростом единственного вида злаков (костра *Bromus diandrus*), но численность других видов уменьшилась [78]. В чем же причина? А причина в том, что срабатывает все тот же принцип конкурентного исключения. Следовательно, если какой-то ресурс находится в избытке, у членов сообщества нет возможности «разойтись по данному фактору», т. е. потреблять его больше или меньше.

И еще: по-видимому, в стабильной фазе развития преобладает внутривидовая конкуренция, тогда как в области резких переходов доминирует межвидовая.

5.2.2.3. Хищник — жертва

Не можете помешать тому, чтобы вас проглотили — постарайтесь хотя бы, чтобы вас не могли переварить.

Жан-Жак Руссо

«Хищник — жертва» («Х—Ж») — самые примитивные биотические отношения между организмами, при которых один из них (хищник) потребляет в качестве пищи другого (жертву). Баланс между хищниками и жертвами у животных поддерживается специальными механизмами, включающими полное истребление жертв: скоростью перемещения, защитной окраской (мимикрия, отпугивающий яркий окрас), активной обороной (рога, копыта, иглы), группирование особей и т. д.

Хищники классифицируются по двум принципам:

1. Разделение по *таксономическому принципу* в самом общем виде предполагает существование трёх групп хищников: собственно хищников, или плотоядных, питающихся животными, растительных, питающихся растениями, и всеядных, питающихся и животной, и растительной пищей.
2. В основе *функционального принципа* лежит разделение по продолжительности контакта хищника и жертвы, летальности взаимодействия для жертвы и числу жертв, атакуемых хищником в течение его жизни. Традиционно выделяют [79]:
 - истинных хищников, убивающих в течение жизни большое число жертв (хищные млекопитающие, хищные растения, некоторые грибы);
 - хищников пастбищного типа питания, нападающих в течение жизни на большое число жертв, однако обычно съедающих лишь часть жертвы, которая может оставаться живой (многие жвачные млекопитающие, кровососущие двукрылые насекомые).

Данный тип трофических отношений, как и все остальные, определяется балансом всех уровней трофической цепи, пространственной структурой биоценоза и структурно-функциональными особенностями популяций и ареала обитания. Но существуют и особые характеристики данного типа.

В системе «Х—Ж» существуют колебания двух временных масштабов:

1. Колебания численности хищников и жертв (быстрые или экологические колебания). Равновесность в системе «хищник — жертва» наи-

более легко достигается при наличии в пищевой цепи не менее трех звеньев (например, морковь — заяц — лисица), при этом плотность популяции фитофага регулируется взаимоотношениями как с нижним, так и с верхним звеном пищевой цепи.

В зависимости от особенностей жертв и типа хищника (истинный, пастбищник) возможна разная зависимость динамики их популяций. При этом картина осложняется тем, что хищники очень редко бывают монофагами (т. е. питающимися одним видом жертвы). Чаще всего, когда истощается популяция одного вида жертвы и добыча требует слишком больших затрат сил, хищники переключаются на другие виды жертв. Кроме того, одну популяцию жертв может эксплуатировать несколько видов хищников. Поэтому хорошо знакома математическая модель Лотки—Вольтерры, не учитывающая кормовую базу среднего звена трофической цепи — жертвы, не полностью отражает ситуацию. К хорошо всем знакомому тандему (пульсирующая численность популяции жертвы, за которой с определенным запаздыванием пульсирует численность популяции хищника) для отражения реальности необходимо добавить динамику изменения первого звена цепи. Немалую роль в этих колебаниях играют ранее рассмотренные нами стратегии размножения: для жертв, как правило, приоритетной оказывается *r*-стратегия, а для хищников — *K*-стратегия.

Но если не учитывать субстрат, численность обеих популяций изменяется циклически: при увеличении популяции жертв возрастает вероятность их встреч с хищниками, и, соответственно, растет популяция хищников; но рост популяции хищников приводит к сокращению популяции травоядных, что ведет к снижению численности потомства хищников, а это повышает число травоядных и т. д.

Таким образом, хищники являются наиболее действенными «механизмами» естественного отбора — процесса, способствующего выживанию и преимущественному размножению более приспособленных к условиям среды особей, обладающих полезными наследственными признаками.

2. Колебания генетического состава популяций (медленные или эволюционные колебания). Жертвы, мутируя, уменьшают вероятность быть съеденными, хищники же, в результате мутаций в том же условном направлении, увеличивают вероятность поедания жертв. Амплитуда колебаний среднего генотипа жертв выше, чем у хищников, а характер колебаний иногда имеет форму двух аттракторов в области минимального и максимального значений генотипов. В то же время колебания среднего генотипа хищников имеют меньшую амплитуду, характер колебаний определяется численностью жертв. (Нечто подобное найдено в природе в системе «паразит — хозяин», а именно, во взаимодействиях дафний (*Daphnia magna*) и их бактериальных паразитов (*Pasteuria*).

Примером этой «асимметрии давления отбора» могут служить периодические циклы цикады *Magicalada* (13-летняя для вида *M. tridecium* и 17-летняя для *M. septendecium*). Каждая особь проводит 17 (или 13) лет в форме подземной личинки, затем из неё появляется взрослая репродуктивная форма, которая после этого умирает, и в каждом конкретном регионе все циклы жизни хищников, жертв и паразитов синхронизированы. В этом и состоит их функциональное значение. Поэтому для синхронной особи риск меньше, чем у той, которая выбивается из общего цикла и появляется, скажем, на год раньше. Согласно теории, переход цикад с 13-летнего цикла на 17-летний был связан с необходимостью «борьбы» с древним хищником (или паразитом). В результате чего специализированные организмы вымерли [80].

Заяц вынужден бежать быстрее лисы, потому что он «бежит за своей жизнью, а лиса только лишь за своим обедом». В отличие от пойманного зайца, лиса может размножаться, даже если не поймает зайца. Поэтому мутации, приводящие к снижению скорости бега лисы, могут дольше задерживаться в её генофонде, чем аналогичные мутации в генофонде зайца. И лисы могут отвлекать свои генетические ресурсы от адаптаций, связанных с быстрым бегом, в пользу других адаптаций — реальная асимметрия величин давления отбора [80].

Важную роль в системе отношений «Х—Ж» играют этологические особенности видов, наиболее значимыми из которых являются территориальность, общественный образ жизни и принцип выбора хищником жертвы. Мысль о том, что животные защищают территорию, которую они используют для выведения потомства, поиска пищи или спаривания, была впервые высказана малоизвестным английским птицеводом **Г. Э. Говардом** (20-е гг. XX в.). Территориальность у разных видов проявляется по-разному. Если мы рассмотрим территориальные пары, то можно отметить, что одни из них используют территорию для спаривания, выведения потомства и добывания пищи, другие — для спаривания и выведения потомства, а добывание пищи ведется на территории сообщества, третьи — только для спаривания.

Этологические особенности хищников (паразитов) и жертв интересны также с точки зрения их «экономичности». Эволюционные преимущества образа жизни выводковых паразитов очевидны и объясняются пред-адаптациями и чередой последующих адаптаций. Выводковый паразитизм включает не только существование в гнезде хозяина, нужно ещё просочиться сквозь защиту родительского инстинкта хозяина. Одна из таких адаптаций — мимикрическая окраска яйца. Хозяева потенциально способны к зрительному выявлению вылупившихся паразитов, которые не только расцветкой, но часто и размерами значительно отличаются от «своих», однако продолжают их выкармливать. Видимо, распознавание яйца происходит по времени раньше и чаще всего кукушонка сравнивать уже не с кем, а далее «работает» принцип защиты своей территории. Другой пример. Несколько

видов муравьёв не имеют своих собственных рабочих. Царица-паразит проникает в гнездо другого вида, ликвидирует царицу вида-хозяина с помощью хозяйских рабочих муравьёв, на которых она воздействует определенного рода химическим веществом, и далее использует их для выращивания собственного потомства. Захват кукушкой или царицей-паразитом новой территории и выращивание хозяевами кукушат как способ жизни, возможно, имеет преимущества за счёт экономии затрат на выращивание своего потомства или рабочей силы на стадии личинок. Распознавание яйца кукушки обеспечило бы полный цикл размножения, а распознавание кукушонка может дать экономии лишь нескольких дней, причём тогда, когда может быть слишком поздно снова начинать цикл размножения [80].

Стабильность системы «хищник — жертва» повышает общественный образ жизни животных. Большинство экологических моделей, используемых для описания систем «X—Ж», исходят из предположения о равномерном распределении хищников и их жертв в пределах определенной территории, т. е. ключевую роль играет характер зависимости интенсивности выедания (число жертв, съедаемых одним хищником в единицу времени) от плотности популяции жертв. Но в действительности, например, при стадном образе жизни жертв, вероятность их встреч с хищником будет зависеть не от количества отдельных животных на квадратный километр, а от количества стад на единицу территории. Групповой образ, как хищников, так и жертв, значительно снижает вероятность их трофических контактов, по сравнению с равномерным распределением. В этом случае численность жертв лимитируется не численностью хищников, а кормовой базой, т. е. коллективизм для жертв выгоден. А вот для хищников польза группового образа жизни не так однозначна. С одной стороны, он способствует закреплению территории за данной группой животных, а с другой стороны, каждому отдельному хищнику достается меньше добычи. Поэтому хищники предпочитают коллективно охотиться на крупную добычу, а на более мелких животных — в одиночку. Кроме того, им коллективы нужны для регулирования внутренних проблем. Например, у львов распространено убийство самцами чужих детенышей, поэтому самкам в группе легче защищаться от агрессоров, а прайду гораздо легче, чем льву-одиночке, оборонять свою территорию от соседних прайдов [81].

В системе «X—Ж» очень важен принцип выбора жертвы, зависящий от времени, затраченного на поиск добычи, отлов и употребление ее в пищу. Многие животные на самом деле могут употреблять в пищу гораздо больше разнообразных видов и большее количество добычи, чем они реально употребляют. Принципы стратегии пищевого рациона объясняются теорией оптимального фуражирования Р. Макарура и Э. Пианки [82]. Суть теории в следующем. Каждый тип добычи может обеспечить хищника определенным количеством энергии, и скорость потребления энергии хищником будет равна отношению энергии к суммарному времени поиска

(t_1) и обработки добычи (t_2). Поэтому поведение животных будет развиваться в направлении обеспечения наиболее высокой (возможной в конкретных условиях среды) скорости потребления энергии. Если на поиск и обработку привычной пищи животное затрачивает меньше энергии, чем на поиск и обработку новой, предпочтение будет отдано пусть менее разнообразной, но зато менее энергозатратной пище. В этом случае отмечается узкий рацион питания животных. В условиях постоянной среды обитания теоретически могут существовать два варианта: t_1 больше t_2 и t_2 больше t_1 . В обоих случаях хищники вынуждены расширять рацион питания, но в каждом случае будут стремиться максимально уменьшить обе временные составляющие. Например, лев на равнинах африканского национального парка Серенгети живет в пределах прямой видимости стад антилоп, поэтому для него время поиска добычи практически равно нулю, а поимка антилопы может потребовать значительных затрат времени и энергии. Поэтому лев будет нападать на старых, хромых или совсем молодых животных, чтобы свести к минимуму время обработки. Животные, которые не находятся наверху пищевой цепи, ввиду постоянной угрозы со стороны хищников, часто могут быть вынуждены отказаться от стратегии оптимального фуражирования. В этом случае животное скорее предпочтет пищу, дающую меньше энергии его организму, чем будет следовать стратегии оптимального фуражирования, которая в идеальных условиях отсутствия хищников была бы оптимальной.

Если рассмотреть становление отношений «Х—Ж» в историческом масштабе филогенеза, становится очевидной опережающая специализация жертв. Проще говоря, сначала должен появиться «корм», поэтому в истории биосферы хищники появляются позже прочих гетеротрофов. Примеры опережающей специализации жертвы по сравнению с хищником был изучен на многочисленном материале палеогеновых и реликтовых фаун млекопитающих [83]. Фитопланктон впервые появился 2700–1900 млн лет назад, а существенное воздействие (на его численность и морфологическое разнообразие) специализирующегося по фитопланктону хищника (личинки *Metazoa*) начинает существенно сказываться лишь начиная 1400–540 млн лет назад. Только после крушения в конце мелового периода последнего в истории наземных тетрапод (четвероногих наземных позвоночных) крупных растительноядных и питавшихся ими хищных динозавров, млекопитающие (до этого размеры млекопитающих не превосходили размеры современных зайцев) вновь приступили к формированию адаптивной зоны крупных тетрапод, но уже только млекопитающих. А отставание в специализации крупных хищников объяснялось тем, что они могли появиться только после достаточно размножившихся фитофагов — жертв. И в каждом случае дисбаланс наблюдается только на первом этапе специализации.

Причины опережающей специализации жертв в тандеме «хищник — жертва» можно определить следующим образом:

1. Приоритетностью кормовой базы, особенно на начальной стадии формирования этого типа биотических отношений. В начале своей эволюции будущая жертва имеет определенное преимущество — отсутствие специфического для нее хищника. А хищник начинает специализироваться по каждому виду жертв лишь после того, как вид жертвы набирает достаточную численность и биомассу и, следовательно, становится достаточно приспособленным к среде обитания. Только тогда специализация хищника к новой жертве оказывается энергетически оправданной (см. теорию оптимального фуражирования).
2. Разными численностями, биомассами и уровнями в пищевой пирамиде хищников и жертв. Более высокий уровень хищника в пищевой пирамиде, определяющий его зависимость от состояния кормовой базы, а также более низкая биомасса и численность формируют их зависимость от пищевого ресурса жертв. В то же время более низкий уровень жертвы в пищевой пирамиде, более высокая численность и биомасса создают условия для большей экологической толерантности по отношению к хищнику.
3. Более медленными темпами формирования специализации у хищников: чем быстрее протекает специализация, тем меньше у организмов остается инадаптивных признаков, т. е. несовершенных приспособлений, возникающих у отдельных групп животных в ходе эволюции и способных вызывать их вымирание (термин был введен русским палеонтологом **В. О. Ковалевским** в 1873 г.).

Система «Х–Ж» живет в двух масштабах времени. Быстрые времена — это времена циклического взаимодействия особей и популяций, долгие времена — это времена их приспособительной изменчивости, вызванные изменениями среды и взаимной адаптации.

5.2.2.4. Нейтрализм

...Дальнейшее исследование должно весьма значительно модифицировать нынешние, в том числе и строго дарвинистские, представления о процессе развития видов.

Ф. Энгельс

Нейтрализм — тип биотической связи, при которой совместно обитающие виды/популяции практически не влияют друг на друга.

Сторонники и противники гипотезы нейтрализма продолжают искать доводы «за» и «против». В течение долгого времени считалось, что виды/популяции, входящие в одно сообщество, обязательно должны занимать разные экологические ниши — в противном случае нарушался бы принцип конкурентного исключения (*принцип Вольтерры—Гаузе*). Экспериментально было подтверждено, что при увеличении популяционной

плотности начинается ограничение роста численности популяции — «стабилизация» вида [84]. Однако известны и другие сообщества, способные сосуществовать не только при расхождении экониш, но и при их близости. Например, один вид планктонных водорослей сильнее ограничен фосфором, а второй — азотом или близкие виды ограничены специфическими хищниками. Эту реальность объясняет выдвинутая **С. Хаббелом** (*Stephen P. Hubbell*) «*гипотеза нейтральности*»: разные виды могут длительное время произрастать на общей территории, несмотря на конкуренцию за общие ресурсы, если они экологически идентичны [85].

В тропических лесах Амазонки на площади всего в один гектар нередко произрастает более сотни разных видов деревьев. Очевидно, что их существование определяется общим набором ресурсов, прежде всего, света, влаги и элементов минерального питания. Но, поскольку возможностей разойтись по разным нишам для деревьев тропического леса совсем немного и при этом ни у одного из видов нет устойчивого преимущества в конкурентной борьбе, разные виды растений могут сосуществовать благодаря не расхождению своих ниш, а благодаря экологическому сходству. В основе этого способа достижения стабильного сосуществования видов лежит условие — иметь сходные удельные скорости популяционного роста и скорости заселения освободившихся ниш. В соответствии с традиционными представлениями о структуре сообществ, возможны два альтернативных варианта: экологически сходные виды распределяются в пространстве группами в соответствии с особенностями среды или ближайшими соседями чаще оказываются группы организмов с разными жизненными стратегиями. Анализ многочисленных экспериментов показал, что имеют место оба варианта. В тропическом лесу жизненные стратегии разных видов деревьев могут демонстрировать как *конвергенцию*, так и *дивергенцию*.

В поддержку гипотезы нейтральности выступили **П. Эдлер** и его коллеги, предложившие модель, связывающую концепцию нейтрализма с традиционными представлениями о нишевой структуре сообществ. То есть они рассматривают нейтральность как крайний случай более общей теории, базирующейся, прежде всего, на расхождении видов/популяций по разным нишам [86].

Суть модели в следующем. Если по мере роста доминирования вида падает скорость его популяционного роста, следовательно, существует механизм, не допускающий вытеснения им других видов, а если скорость постоянна, следовательно, такого механизма нет. Второе условие: если разные виды в сообществе занимают разные ниши, внутривидовая конкуренция должна иметь большее значение для ограничения численности вида, чем межвидовая конкуренция, следовательно, по мере роста относительной частоты встречаемости данного вида в сообществе, удельная скорость его популяционного роста должна падать. «Стабилизация» вида, т. е. насколько быстро снижается скорость популяционного роста вида при увеличении его

относительной численности, определяется скоростью этого процесса. Согласно же гипотезе нейтральности, механизм разделения ниш отсутствует, следовательно, удельная скорость популяционного роста остается постоянной независимо от относительной частоты встречаемости данного вида. В этом случае необходимым условием сосуществования видов является близость скоростей их популяционного роста. Таким образом, авторам модели удалось объединить представление о нейтральности с традиционным взглядом на обязательное разделение ниш сосуществующих видов: чем больше сходство видов по скорости их популяционного роста, тем менее значимую роль в поддержании их сосуществования играет «стабилизация».

В качестве выводов по данному разделу хочется сказать следующее. Целая и самодостаточная единица Жизни на Земле — иерархически организованная геобиосфера, составленная совокупностью ее фрактальных подобий — биоценозов. Экологическая устойчивость биоценозов всегда обусловлена эволюционным отбором. В основе устойчивой биологической эволюции лежит эволюция биоценозов, а не популяций, и даже не видов. Биоценозы иерархичны и оттого — устойчивы. И иерархичность биоценозов — отнюдь не только трофические сети.

Биоценоз — не статистическая система разрозненных, случайно взаимодействующих в открытой системе элементов, это единотканная активная среда, и, что замечательно, развивающаяся не в двумерном, а в трехмерном пространстве — и вширь в пространстве видового разнообразия, и вверх по траектории устойчивого эволюционирования биоценозов.

Стабильному стационарному сосуществованию популяций в экосистемах свойственно состояние баланса: когерентность (согласованность взаимодействий во времени) и симметрия (гармоничная соразмерность в пространстве). Тогда как для развития систем необходимы дисбаланс, асинхронность и асимметрия. Как каждая граница, граница биосферы создает выделенное направление (в общем случае, перпендикулярное границе раздела), определяющее экспансию в двумерном пространстве. В биологической эволюции третье измерение не столько координата, сколько переход в новое качественное состояние с новыми степенями свободы — информационными: каждый вышестоящий иерархический уровень характеризуется увеличением интенсивности информационных потоков и сложностью их коммутации.

Коллективистское «чувство кворума» в однородных сообществах, видимому, включает синхронизацию биохимических процессов у простейших, или у высших на этологическом уровне — выработку общих поведенческих мод (энергетически «выгодное» выстраивание клином стаи птиц в полете или косяка рыб). Целесообразность здесь очевидна и способствует выживанию вида. Более того, преимущества получает самоорганизующаяся популяция, способная к разным формам самоорганизации. В лабильной же экосистеме форм самоорганизации может быть великое мно-

жество, хотя число составляющих систему элементов вполне конечно, а разнообразие последовательно и параллельно включающихся между ними прямых и обратных, положительных и отрицательных связей — велико.

За счет сцепленности конкурентными и симбиотическими (отрицательными и положительными) обратными связями эволюционируют целые биоценозы. Симбиоз и конкуренция составляют известное диалектическое единство противоположностей. В биоценозах симбиоз и конкуренция формируют обратные связи между параллельно развивающимися видами, а в трофической паре «хищник — жертва» — процесс последовательный. Такая трехмерная сеть как раз и придает устойчивость эволюционирующему сообществу, причем устойчивость возрастает при увеличении биоразнообразия в данном биоценозе. В этом отношении особо интересна таинственная роль нейтральных взаимоотношений видов, не включенных непосредственно в трофические взаимодействия. Эти отношения, по-видимому, создают непрерывность в активной среде биоценозов, подобно отвергнутому физиками эфиру или загадочному вакууму, обеспечивающему всеобщие взаимодействия. В биоценозах это может быть общий фон биохимических превращений со своими, как в вакууме, флуктуациями и обобществлением биогеохимических круговоротов. Помимо этого, нейтрофилы вполне могут играть роль информационных посредников и регуляторов в экосистемах.

Именно устойчивая эволюция биоценозов создает предпосылки для устойчивой эволюции отдельных видов. Так, группа альпинистов, помогая друг другу, успешнее штурмует гору, нежели альпинист-одиночка. У последнего могут быть отдельные значительные удачи, но могут встретиться и непреодолимые для одиночки препятствия. Это только в спорте, когда искусственно обеспечена безопасность в индивидуальных соревнованиях, возможна «чистая» конкуренция, а внутри группы возможно большое многообразие вариантов взаимопомощи. Новый видовой признак становится устойчивым только тогда, когда он полезен индивидууму (популяции, виду) и приемлем для окружающего биоценотического сообщества. Всякий включенный в иерархическую структуру элемент частично теряет некоторое число своих степеней свободы и способность к реализации части индивидуальных возможностей, «делегированных» на более высокий уровень. Но и этот высший уровень организации материи, реализующий для нижнего уровня принцип подчинения через общие параметры порядка, всецело зависит от общего состояния системы.

Биосферу в целом и ее фрактальные подобию — биоценозы — можно рассматривать как суперорганизмы, в которых автоматически поддерживается гомеостаз — динамическое постоянство физико-химических и биологических свойств внутренней среды и устойчивость важнейших функций. Регулярность взаимодействий во времени проявляется как когерентность событий, а регулярность в пространстве — как симметрия и фрактальность через самоподобия.

С точки зрения кибернетики в каждом биоценозе, сообщности организмов, которые населяют определенный участок суши или водоема, возникает управляющая и управляемая подсистемы. В отличие от конденсированных сред — лито- или гидросфер (твердого тела или жидкости), атмосфера (газ) как диссипативная система не может быть активной средой для относительно медленных биологических процессов из-за относительно быстрого перемешивания молекул (см. гл. 3). И в первую очередь роль управляющей подсистемы выполняют консументы. Они не позволяют растениям слишком разрастаться, поедая избытки биомассы. Численность травоядных контролируют хищники, предотвращая их чрезмерное размножение и уничтожение растительности. В свою очередь, управляющей подсистемой для этих хищников являются хищники второго рода и паразиты, которыми манипулируют сверхпаразиты, и т. д. Эти организмы по своей биологической организации могут стоять ниже тех организмов, на которых паразитируют, формируя обратные связи в иерархических структурах биоценозов.

Можно представить себе, что в процессе биологической эволюции в точках бифуркации происходит некое «перезацепление» изменяющихся микро- и макроуровней развивающейся иерархической системы, ее микро- и макроэволюции. По всей видимости, только иерархические структуры с «передачей полномочий», а не горизонтальные с «равноправным» взаимодействием элементов, способны эволюционировать как самодостаточные сообщества. Конкурентные взаимоотношения, в основе своей, являются горизонтальными, параллельными, а многоплановые симбиотические можно отнести и к параллельным, и к вертикальным, иерархическим. Отсюда один шаг до идеи относительно минимального критического уровня биоразнообразия для возможностей реализации прогрессивной эволюции. «Простые» по видовому составу сообщества архей или бактерий могли бы устойчиво существовать в изменяющихся (гидро)геологических условиях, но не были бы способны к эволюции, создавшей современную биосферу.

Микроэволюция может быть уподоблена физической системе, в которой в однородной по составу среде, через флуктуации происходит (квази)равновесный фазовый переход в новое состояние (например, замерзание или таяние льда). Проходит одна волна фазового перехода, а перед ней и за ней — две разные фазы, в «мягких» условиях — однородные. Такая система одномерна и «бедна на выдумку» — это триггерная система. Микроэволюция локальна — это популяция или вид, в геноме которого под действием внешних факторов происходят стохастические мутации. Эволюционное же развитие фронтально, волнообразно, автоволны как бы «намыывают» новую сложную структуру. И такая диссипативная структура «богата» вариантами и возможностями. В сообществе организмов — в открытой системе — флуктуации кооперируются, создавая макроскопическую распространяющуюся в новое неосвоенное пространство упорядоченную структуру. Так, объединенные в молекулу атомы изменяют свойственную каждому из них электронную

структуру, создавая новую обобщенную суперпозицию. По такой же причине иерархически организованная структура биоценоза не позволяет индивидууму (популяции, виду) свободно реализовать приобретенные в результате мутаций признаки, «вмонтированные» в сообщество. Принципиально, что иерархичность биоценозов, в отличие от более простых физических и химических систем, имеет единую пространственную и временную основу, обеспечивающую сопряженность ее уровней за счет соразмерности масштабов и характерных времен. В материальной основе этого единства лежит абсолютная общность биомолекулярных компонентов, а также принципов их синтеза и деструкции, свойственных всем организмам на Земле.

5.2.3. Макроэволюция

Макроэволюция — это река Жизни, а микроэволюция — это ее течения, ламинарные и турбулентные.

ВАТ

Согласно **Л. А. Блюменфельду**, живые системы — это макроскопические, дискретные, открытые системы, способные к самоподдержанию и самовоспроизведению, адаптации и эволюции в соответствующих масштабах времени [87]. Все живое на всех уровнях организации дискретно, хотя границы могут иметь размытый характер. В этом определении заложена возможность эволюционного развития живых систем.

Связь между микро- и макроэволюцией отражена в законе гомологических рядов **Н. И. Вавилова**, создавшего учение о виде как о системе. В этой теории внутривидовая изменчивость полностью отделена от таксономических различий (впервые такую попытку предпринял **Дж. Рэй**). Взгляд на соотношение микро- и макроэволюционных процессов (как формирования генофондов популяций, завершающихся видообразованием, и возникновения нового более крупного таксона) можно сгруппировать в три основные концепции — сальтационную, редукционистскую и системную.

Сальтационная концепция рассматривает микро- и макроэволюцию как качественно различные и не связанные между собой процессы, происходящие на уровне видов. При этом видообразование происходит очень быстро (в течение нескольких поколений) и связано с появлением новых форм, резко отличающихся и репродуктивно изолированных от предковых форм. Иными словами, микроэволюционные процессы приводят лишь к формированию новых видов как частных отклонений от предковой формы, а макроэволюционные процессы качественно преобразуют эти формы, причем не эволюционно, а революционно или скачкообразно. (Скачкообразные преобразования, в результате которых возникают виды с новым набором признаков крупных таксонов, принято называть *сальтациями* или *макрогенезом*.)

Сторонники этой концепции привлекают самые разнообразные факторы: крупные («системные») мутации, приводящие в короткие сроки к значительным изменениям фенотипа; разрушение биоценозов в результате различных катастроф земного или внеземного происхождения; горизонтальный перенос генов между разными филетическими линиями; перестройка ранних стадий онтогенеза и т. д. [88]. Развитию этой теории способствовали данные о появлении качественно новых крупных таксонов: бесхвостые амфибии (*Triadobatrachus*), черепахи (*Proganochelys*), змеи (*Dinilysia*), представители большинства типов многоклеточных животных [89].

Наиболее важным аргументом против существенной роли макромутаций является принципиальная невозможность объяснить с их помощью взаимосвязанные эволюционные преобразования сложных многофункциональных систем — как организмов, так и биоценозов, компоненты которых имеют разное происхождение. Так, дыхательная система у высших наземных позвоночных включает легкие и дыхательные пути (развивающиеся в онтогенезе как выросты энтодермального пищеварительного тракта), скелетные и мышечные структуры грудной клетки (мезодермального происхождения). А дыхательная система снабжается кровеносными сосудами и контролируется нервными центрами головного и спинного мозга. Очевидно, что никакая единичная макромутация не может обусловить возникновение и координацию столь сложной комплексной системы. При этом в филогенезе наблюдаются независимые преобразования частных компонентов таких систем (например, в эволюции ядовитых ужей *Boiginae* увеличение размера ядовитых зубов и формирование на них желобков для проведения яда происходило независимо друг от друга) [88].

Сторонники неокатастрофизма видят причину макромутаций организмов и качественного преобразования биоценозов в глобальных катастрофах, стимулировавших быструю эволюцию новых видов. В качестве причин катастроф предполагаются усиление вулканической деятельности и фона космической радиации, столкновение Земли с астероидом или кометой и т. д., приводящие к биосферным кризисам, снижению конкуренции и повышению шансов на выживание «новых организмов» — макромутантов. Но в кризисных условиях дефицита необходимых ресурсов происходит обратный процесс — нарастание конкуренции в ходе катастрофического отбора, благоприятствующего выживанию и размножению наиболее устойчивых к экстремальным условиям особей. И, следовательно, в результате этого отбора должны выбраковываться макромутанты, у которых неизбежно нарушение интеграции систем организма, что снижает их жизнеспособность. Кроме того, в истории биосферы Земли были периоды, не относящиеся к биосферным кризисам (например, в середине мезозоя сформировались организации крупных таксонов — диатомовых водорослей, покрытосеменных растений, птиц, сумчатых и плацентарных млекопитающих), но характеризующиеся макроэволюционными преобразованиями. Таким образом, возникновение новых крупных таксонов может

происходить при поэтапном преобразовании (несколько десятков миллионов лет) — переход количества в качество.

Горизонтальный перенос как фактор макроэволюции используется для объяснения как возникновения сальтаций, так и параллелизмов в биологической эволюции. Безусловно, этим путем могут возникать новые виды, но нет убедительных данных о возникновении более крупных таксонов. Видимо, и в этом случае можно говорить лишь о переносе фрагментов генетического кода. Что же касается сложных фенотипических структур, следует учитывать, что такие структуры образуются в результате многоплановых взаимодействий разных морфогенетических систем, контролируемых многими генами. Следовательно, чем больше масштаб чужеродного генетического фрагмента, тем больше времени требуется организму для его «освоения», и тем меньше шансов на выживание «нового организма».

Таким образом, можно считать, что в настоящее время сальтационизм не нашел своего непротиворечивого объяснения.

Редукционистская концепция макроэволюция полностью сводится к суперпозиции микроэволюционных изменений в широкой исторической перспективе (Д. Симпсон, Б. Ренш, Э. Майр и др.), т. е., по сути, сводит свойства системы к свойствам ее элементов, что противоречит свойству неаддитивности.

Принцип независимой эволюции отдельных признаков утверждает, что эволюционные изменения признаков могут происходить независимо друг от друга и контролируются разными морфогенетическими системами, не связанными корреляциями. Отсюда появление промежуточных форм в эволюции биосферы — *мозаичная эволюция*. Так, эволюционные параллелизмы отчасти можно объяснить приобретением сходных адаптаций для организмов, обитающих в сходных условиях внешней среды. Однако некоторые сходные морфофункциональные изменения у разных групп организмов развиваются в связи с разными приспособлениями или же сами по себе являются адаптивно нейтральными [88].

Темпы макроэволюции также не коррелируют с темпами микроэволюции, поскольку ускорение изменений на микроэволюционном уровне может привести к быстрому обособлению нового вида, но не обязательно приводит к ускорению макроэволюционных изменений. В качестве такого обособления Д. Симпсон видел смену адаптивных зон (определенного типа среды обитания с соответствующим набором жизненных ресурсов или определенного способа использования жизненных ресурсов). И ускорение темпов макроэволюции при становлении нового крупного таксона в результате этой смены называл «квантовой эволюцией». Симпсон считал, что при освоении новой среды обитания или нового образа жизни нарушается равновесие между средой обитания и организмом (дискретность адаптивных зон), и оказавшаяся в этой неравновесной системе группа организмов либо вымирает, либо переходит в новую адаптивную зону. В результате

происходят макроэволюционные изменения. Но, во-первых, формирование нового крупного таксона при определенных условиях возможно в старой адаптивной зоне. А во-вторых, в эволюции биосферы многочисленны примеры промежуточных адаптивных зон и таксонов. Например, змеи произошли от одной из групп ящериц при освоении их предками скрытного и отчасти роющего образа жизни; современные адаптивные зоны ящериц и змей, в основном, различны, а в промежуточных адаптивных зонах обитают группы роющих ящериц без конечностей и роющих змей, которые сохраняют основные черты организации своего крупного таксона. Таким образом, в настоящее время существуют промежуточные адаптивные зоны, но отсутствуют промежуточные современные формы между этими двумя группами организмов. И, следовательно, смена адаптивных зон не объясняет квантовую эволюцию и не может быть причиной формирования новых надвидовых таксонов [88]. Таким образом, редукционистская концепция не объясняет основные закономерности биологической эволюции.

В соответствии с *системной концепцией*, макроэволюционные процессы неаддитивно интегрируют микроэволюционные изменения. В основе этой концепции лежит *интегратизм* В. А. Энгельгардта и методология системного подхода, разработанная Л. Бергаланфи и И. И. Шмальгаузенем.

Биологические системы различаются характером дифференциации и интеграции структурных элементов, что определяется набором элементов и степенью жесткости связей между ними. И степень жесткости связей между элементами системы пропорциональна степени дифференциации, сложности и упорядоченности системной организации. В *корреляционных (жестких) системах* изменение одного элемента сопровождается соответствующими изменениями других (организмы и большинство внутриорганизменных систем, образующих иерархию от клетки до системы органов). При этом в такой системе существует общий интегрирующий центр: в организме — это нервная система, в клетке — ядро. В *стохастических (дискретных, или корпускулярных) системах* такого интегрирующего центра нет, и утрата или изменение отдельных элементов не всегда влечет за собой изменения других элементов (популяции, вида, экосистемы, биосферы) — в экосистемах разные популяции/виды занимают разные зоны в трофических сетях, а в геобиосфере абиотическая и биотическая составляющие не могут поменаться местами.

Направляющие факторы эволюции условно подразделяются на три категории — генетические, морфогенетические и морфофизиологические. Если процессы на генетическом и морфогенетическом уровнях отражены как в микро-, так и в макроэволюции, то на морфофизиологическом уровне — только в масштабах макроэволюции. Морфофизиологические эволюционные воздействия обусловлены необходимостью качественного «перестроения» организменных систем, интегрированных адаптивно или функ-

ционально. И именно процессы на морфофизиологическом уровне влияют на прогрессивный характер макроэволюции. При этом некоторые мутации, в результате отсутствия соответствующих биохимических предпосылок, оказываются для данного генотипа запрещенными (например, синие и зеленые окраски глаз для мух-дрозофил). А некоторые разрешенные мутации приводят к нарушению морфогенеза (например, морфогенетические последствия мутации врожденной гидроцефалии у домового мыши) [88]. То есть выбор возможных направлений и масштабов эволюционных преобразований ограничивается спектром возможных изменений в онтогенезе.

Подобно микроэволюции, макроэволюция характеризуется чередованием кратких и длительных периодов — в данном случае типогенеза (10–30 млн лет) и типостаза (сотни миллионов лет). Отметим, что в период типогенеза формирование комплекса признаков нового крупного таксона происходит в течение относительно короткого промежутка времени, что характерно для теории квантовой эволюции, и связано с *пороговым уровнем устойчивости* организмов и таксонов. Чередование спокойных и быстрых периодов придает макроэволюции пульсирующий характер, что характерно для эволюции самых разных нелинейных многокомпонентных систем.

Самый простой вариант такого чередования относится к корреляционным системам фенотипа. Одновременное или строго последовательное возникновение всех необходимых мутаций маловероятно, поэтому на первых этапах эволюционных преобразований таких систем важную роль могут играть модификационные (ненаследственные) изменения взаимосвязанных элементов. Некоторое время эти изменения остаются в пределах прежней нормы реакции, но при определенном накоплении могут привести к качественным преобразованиям фенотипа. Иными словами, темпы на макроэволюционном уровне связаны с темпами микроэволюции. В то же время темпы микроэволюции в разные периоды макроэволюционных преобразований могут оставаться на некоем усредненном уровне (на основе процессов микроэволюции как в периоды типогенеза, так и в периоды типостаза происходит разветвление обособленных филетических линий — *адаптивная радиация*), но скоординированность микроэволюционных процессов значительно ускоряет темпы макроэволюции. Иными словами, предполагается, что в потоке макроэволюции могут происходить дробление трубок тока и возникновение турбулентностей.

В отличие от микроэволюции макроэволюционные процессы необратимы. *Закон необратимости эволюции*, гласящий, что организм ни целиком, ни даже отчасти не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду его предков, был сформулирован в 1893 г. Л. Долло. Относительно отдельных признаков эволюционный регресс посредством обратных мутаций и некоторых других механизмов возможен, но для организма как единой системы этот закон действует. Даже при возвращении филетической линии в адаптивную зону предков, аналоги утраченных в

ходе эволюции органов развиваются заново и, как правило, из других элементов организма.

Марков в эволюции таксонов выделяет четыре этапа [89]:

- появление нового старшего по рангу таксона и освоение новой адаптивной зоны;
- расцвет по мере заполнения адаптивной зоны и размножения трофических сетей;
- упадок, связанный со специализацией и спадом биоразнообразия таксона;
- сохранение реликтовых видов.

Очевидно, что весь цикл с наибольшей вероятностью проходят безраздельно доминирующие таксоны, поскольку отсутствие здоровой межгрупповой конкуренции приводит их к узкой специализации и необратимости цикла.

Итак, к наиболее существенным признакам макроэволюции относятся неравномерность темпов макроэволюции, направленность эволюционного процесса, эволюционный параллелизм, связанный с независимым приобретением разными видами сходных признаков, и необратимость.

5.3. Эволюция биосферы. Закономерности и механизмы

Живые организмы — это объекты, далекие от равновесия и отделенные от него неустойчивостями.

И. Пригожин

Проблема сущности и происхождения «живого», по всей вероятности, занимала человека с того времени, когда он стал *Homo sapiens*. На первобытной Земле происходили абиогенные синтезы углеродистых соединений и их последующая самоорганизация в системе активных сред с развитием до уровня предшественников живых клеток. Далее предбиологическая эволюция перешла в стадию биологической эволюции в режиме геобиосферной коэволюции.

Эволюция, в самом широком смысле, означает развитие, и в отличие от революции — это постепенное развитие (буквально, слово «эволюция» было введено **Ш. Бонне** в XVIII в.). Взгляд на мир как на гигантский организм, характеризующийся прогрессивным развитием, высказывали еще **Платон**, **Августин** и **Кант**, но с понятием «эволюция», прежде всего, ассоциируются представления об эволюции биосферы — от простейших — к многоклеточным.

Эволюционные идеи возникали уже в античности, однако проблема эволюции и по сей день является одной из сложнейших в естествознании. И по

сей день научным сообществом не выработана единая методологическая схема этого многопланового процесса. Даже представление о том, что живая природа эволюционирует, утвердилось в биологии только во второй половине XIX в. вопреки религиозным догам. Но только в XX в., с созданием генетики, эволюционное учение обрело молекулярно-биологическую основу.

В книге «Решаемые и нерешаемые проблемы биологической физики» в части «Нерешаемые проблемы...» **Л. А. Блюменфельд** пишет: «Прогрессивная эволюция — это создание в ходе ее процесса все более организованных, сложных, целенаправленных структур» [87]. Целенаправленность функционирования биологических структур всех уровней, воспринимаемая нами как биологическая целесообразность, в определенных аспектах обсуждается и в упомянутой монографии, и в нашем издании. Перед нами вопиющее несоответствие — не имеющая, с точки зрения естествознания, цели биологическая эволюция формирует структуры и информацию о них, обладающие смыслом и целенаправленностью. В этом состоит удивительнейшее свойство биологической эволюции. И дарвиновская теория, как и ее современные продолжения, исследует механизмы подобного структурирования в эволюционирующих системах. Еще менее очевиден ответ в обратной задаче: могут ли, а тогда с помощью каких механизмов, обретшие в ходе биологической эволюции способность к целесообразности биологические структуры влиять на выбор эволюционирующих систем в точках бифуркации. Разумеется, речь идет не о нынешних генноинженерных технологиях, а о возможности существования в подобных сложных системах целепологающих обратных связей между эволюционирующим геномом популяций и видов и «вектором» их интегрального развития. Если же это система подобна броуновской, то в какой мере эти обратные, положительные и отрицательные обратные связи способны управлять «броунированием»?

В классической генетике преобладает представление о случайном характере мутаций. Неоднозначность соотношения мутаций, отбора и эволюции Блюменфельд описывает следующим образом: «Строго говоря, эволюционирует генотип, а естественный отбор и все изменения окружающей среды действуют только на фенотип. Чтобы стать объектом естественного отбора, однако, изменение фенотипа требует определенной уникальной последовательности изменений генотипа. И естественный отбор не будет эффективен до последнего изменения в этой последовательности. Одна цепочка ДНК животной клетки содержит около 10^9 нуклеотидов и легко посчитать, что вероятность случайного выбора определенной последовательности, выбора, например, десяти „правильных“ мутаций („правильных“ изменений генотипа) составляет около 10^{-40} . Случайное изменение в генотипе приводит в лучшем случае к изменению одного кодона, т. е. к изменению одной аминокислоты в одном белке» [90]. Этот вопрос, на наш взгляд, не имеет окончательного ответа и в устоявшихся, и в новейших эволюционных теориях.

Существует еще одна проблема уже не со стороны генома, а со стороны кодируемых им белков. Проблема представлялась неразрешимой в рамках классических линейных подходов. Речь идет о принципиальной возможности создания чего-либо нового, сложного и биологически целесообразного с помощью отбора малых и случайных отклонений, т. е. отклонений, имеющих характер флуктуаций. Так, средняя длина белка составляет 100 аминокислот; всего аминокислот — 20; возможных комбинаций расположения аминокислот — 20^{100} . Даже если предположить, что время одного «испытания» составляет 0,01 с (характерное время ферментативного акта), то общее время перебора займет примерно 20^{98} с. Это превышает время, прошедшее с момента «Большого взрыва». Ситуация не сильно изменится, если «целесообразно» было бы в результате общего перебора выборочно заменить 3–5 аминокислот в активном центре какого-либо фермента для «улучшения» его специфичности. Это рассуждение раньше приводили в качестве серьезного возражения против классических подходов к теории эволюции. Но перебирать все возможные варианты в каждой ситуации Природе совершенно не обязательно. Так, эукариотическая клетка не смогла бы возникнуть путем отбора случайных мутаций в определенном клоне бактерий, но это стало возможным благодаря объединению в новый симбиотический организм разных «готовых к употреблению» бактериальных клеток.

В модельных условиях из смеси аминокислот достаточно просто формируются олигополипептиды (до десятка аминокислот). Эти молекулы исходно обладают зависящими от последовательности и набора аминокислот слабо выраженными каталитическими или другими функциональными свойствами. В принципе, при зарождении жизни достаточно было возникнуть нескольким десяткам подобных коротких полипептидов, чтобы потом из них, путем комбинирования, могли сформироваться различные семейства «функционально выраженных» полноценных белков. Вопрос в том, как Природе можно было сохранять эту новообетенную информацию для развития системы. С развитием науки стали более предпочтительными представления об «игре в кости» уже не на уровне полипептидных цепей, а на уровне полинуклеотидов. Вопрос, оставшийся неотвеченным и поныне: каким образом в процессе эволюции удачная комбинация аминокислот в нужном участке полипептидной цепи могла бы целенаправленно и однозначно «оповестить» геном клетки об удачном выборе.

Теории биологической эволюции создавались биологами задолго до возникновения теории систем и синергетики, а в недавнее время и достаточно независимо от них. Однако именно эти теории в наибольшей степени нуждались в независимом взгляде на предмет исследования. Подсознательное давление исходного значения понятия «эволюция» как постепенного перетекания прогрессирующих форм долгое время доминировало в эволюционных теориях. В настоящее время, по всей видимости, разрешился давний спор между приверженцами теории постепенной эволюции (градуализм) и сторонниками скачкообразной эволюции (пунктуализм). Аналитический подход

к эволюционному процессу с необходимостью выдвигает идеи бифуркационного и, как следствие, ступенчатого развития популяций, сообществ и биосферы в целом. Подобное соображение все еще не является теорией, но определяет подход, который может лежать в основе адекватной теории.

Вообще же в теории биологической эволюции существует много не просто разных, но и взаимоисключающих методологических подходов, и все они направлены на выяснение путей и механизмов эволюции биосферы. Вот некоторые из них, представленные **В. А. Ратнером** в виде частично перекрывающегося набора антитез [90]:

- прямое приспособление с последующим наследованием «благоприобретенных» признаков (ламаркизм) — отбор особей на основе их изменчивости (дарвинизм);
- направленный отбор (адаптивная эволюция) — случайный дрейф (нейтральная эволюция);
- отбор случайных мутаций, возникающих под воздействием внешних факторов (селектогенез) — отбор неслучайных мутаций, возникающих под воздействием внутренних факторов (ортогенез, номогенез), направленная эволюция;
- случайность — предопределенность наследуемой изменчивости.

Элементарными единицами эволюции биоценозов служат популяции. В генетическом отношении эволюция концентрируется в биологически целесообразных изменениях генофондов популяций — микроэволюции. С другой стороны, макроэволюция — надпопуляционный процесс, являющийся суперпозицией микроэволюционных процессов в биоценозах в широкой исторической перспективе. Наследуемые изменения в одной популяции могут приводить к изменениям в другой; а последние, в свою очередь, вызывают изменения в первой и т. д. Развитие подобного альянса во времени (и в пространстве!) называется коэволюцией. В целом биологическая эволюция — процесс развития биосферы Земли как сопряженных биогеоценозов и отдельных таксонов. Для эволюции принципиально не выживание отдельных организмов, а передача генов следующему поколению и их закрепление. Поэтому Жизнь на Земле есть биосфера, а не индивидуум, популяция или вид.

5.3.1. Концепции и модели эволюционного процесса

Nature knows best (Природа знает лучше).

Барри Коммонер

В эволюционном развитии многих таксонов часто наблюдается сходная последовательность стадий, среди которых чаще всего принято выделять три — рост, расцвет и упадок. Для объяснения характерных особенностей, присущих каждой стадии, было предложено немало концепций и моделей.

Первая целостная концепция эволюции живой природы была сформулирована **Ж. Б. Ламарком**, в соответствии с ней таксоны животных и растений постоянно изменяются, организационно усложняясь в результате влияния внешней среды и заложенного в организмах врожденного стремления к прогрессу. Основными факторами эволюции по Дарвину являются: наследственная изменчивость (изменения, возникающие у всех организмов независимо от внешней среды и передающиеся по наследству), борьба за существование (совокупность взаимоотношений между организмами и факторами среды обитания) и естественный отбор.

На «Дарвиновской схеме дивергенции», т. е. расхождения признаков, основано большинство эволюционных схем. Исходный вид делится на несколько ветвей — новых видов, каждая ветвь может делиться дальше, и т. д. **Ч. Дарвин** впервые в 1837 г. сделал набросок развития видов в виде ветвей эволюции, и вскоре идея стала символизировать теорию эволюции путем естественного отбора. Идея «дерева» появилась в ранних взглядах на жизнь как на процесс развития от простых форм к сложным. Современные эволюционные биологи продолжают использовать «дерево» для иллюстрации эволюции, так как оно наглядно показывает развитие и происхождение видов.

Филогенетическое древо (эволюционное дерево или дерево жизни) отражает эволюционные взаимосвязи между различными видами, имеющими общего предка (рис. 5.17). Каждое ветвление представляет эволюционное событие: разделение предкового вида на два или более, которые в дальнейшем эволюционировали независимо. Корень представляет общего предка всех рассматриваемых объектов. А отсутствие поперечных перемычек между ветвями показывает, что каждый вид (по Северцову) эволюционирует независимо от других в общем поле эволюции биоценоза. Вместе с тем, согласно расчетам, основанным на подобной разобщенной модели эволюции, жизнь не могла успеть за 4 млрд лет своего существования пройти путь от первой бактериальной клетки до человека.

Отметим одну особенность ветвления филогенетического древа жизни — оно может быть бифуркационным или небифуркационным. В бифуркационном дереве к каждому узлу подходит одна ветвь, отходят две (в случае корневого дерева — одна входящая ветвь и две исходящие). Таким образом, бифуркационное дерево предполагает, что все эволюционные события состояли в происхождении от предкового объекта ровно двух потомков. В узле небифуркационного дерева могут сходить четыре и более ветви. Можно полагать, что бифуркационное ветвление связано с мутацией и отщеплением нового вида от основного. Небифуркационное ветвление, скорее всего, наблюдается в больших временных масштабах, а при более детальном временном разрешении все ветвления предстанут как бифуркационные. На эту мысль наводят и самые общие синергетические соображения, рассмотренные в предыдущей главе.

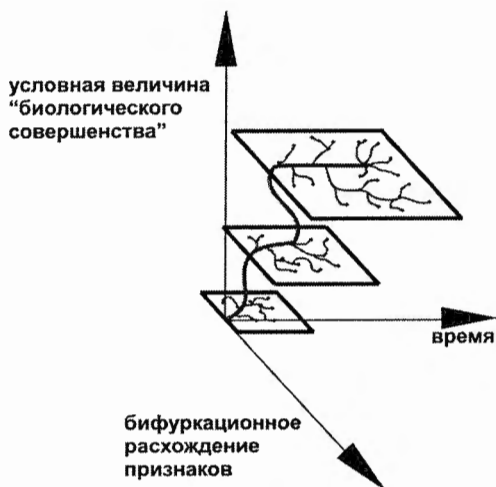


Рис. 5.17. Филогенетическое древо согласно представлениям А. Н. Северцова

Дарвиновское эволюционное древо в классическом восприятии не соответствует данным генетики, поскольку генетический перенос между видами встречается намного чаще, чем об этом было принято думать раньше. Речь идет о горизонтальном переносе генов или генетическом дрейфе. Это расширяет исходную дарвиновскую идею о расхождении дискретных ветвей эволюции.

Составленное в последние годы филогенетическое супердревцо охватывает 99 % ныне живущих млекопитающих. Разработан алгоритм, позволяющий объединить все построенные до сих пор эволюционные деревья. Сопоставлено 66 генов млекопитающих и датированных ископаемых останков, таким способом получены наиболее точные даты эволюционного ветвления этих животных. На новом супердревце есть две основные радиальные структуры, т. е. два основных расхождения из одной точки. Первое такое массовое расхождение имело место 93 млн лет назад, а второе — около 50 млн лет назад, что определило появление большинства современных млекопитающих спустя 15 млн лет после вымирания динозавров. Иными словами, когда динозавры уже давно вымерли, млекопитающие еще и не собирались появляться, хотя данная точка зрения противоречит распространенным представлениям, которые связывают появление млекопитающих с исчезновением господствовавшего тогда на Земле класса животных.

Рассмотрим основные концепции теории эволюции.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ)

В дарвиновской теории эволюции сформулировано фундаментальное представление о ненаправленной изменчивости как основе отбора и эволюции. Основой постдарвиновской СТЭ служит представление о том, что каж-

дый элементарный эволюционный шаг инициируется с самого низшего, элементарного уровня — со случайных мутаций, изменяющих генетический состав популяции и далее постепенно ведущих к видообразованию и возникновению групп более высокого систематического ранга. Такую направленность причинности можно назвать «восходящей», а сам процесс — движением «снизу вверх». В другой, относительно новой теории эволюции, отражающей принципы иерархической системности, сопряжение рассматривается в обратном направлении: импульс к эволюционному изменению распространяется от системы «Солнце — Земля» к биосфере и далее к ее компонентам — конкретным биоценозам, а те, в свою очередь, побуждают к изменению входящие в них виды. Такую направленность эволюционной причинности целесообразно назвать «нисходящей», а сам процесс — идущим «сверху», о чем свидетельствует, например, геологическая летопись.

По-видимому, оба подхода вполне совместимы, так как, с биофизической точки зрения, изменяющиеся физико-химические факторы внешней среды (состав атмосферы и Мирового океана, температура, давление, уровень солнечной радиации и ионизирующих излучений и т. д.) могут непосредственно влиять на частоту мутаций в геномах. Опять-таки, речь идет о единстве иерархической системы биоценозов, внутренне связанных системой обратных связей.

Палеонтологические данные подтверждают: моменты биосферных кризисов и резкой смены биот на переломных рубежах истории Земли в целом неплохо совпадают с периодичностью геологических кризисов, а также с климатическими и солнечными циклами. На протяжении последних 250 млн лет геологической истории зарегистрировано девять пиков вымирания с заметной периодичностью: 34 млн лет — в палеозое (570–230 млн лет назад) и 26 млн лет в мезозое (230–67 млн лет назад) и кайнозое (60–70 млн лет назад). Убыстрение циклов можно представить основным на росте биоразнообразия в биосфере, вследствие чего биосфера обретала возможность все чаще проходить стадии «метаморфоз». Данной периодичности соответствует и появление новых отрядов животных.

Генетическим фундаментом СТЭ послужили законы *Менделя*, доказательство дискретной природы наследственности и особенно создание в первой трети XX в. *Р. Фишером*, *Дж. Б. С. Холдейном* (1924), *С. Райтом* (1931; 1932) теории популяционной генетики. Но научной методологической базой СТЭ стала работа *С. С. Четверикова* «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926), в которой автор заложил основы эволюционной генетики и показал ее непротиворечивость естественному отбору. В России единомышленниками Четверикова стали *Н. В. Тимофеев-Ресовский* и *Ф. Г. Добжанский* (именно с работой Добжанского «Genetics and the Origin of Species», изданной в 1937 г., принято связывать «день рождения» СТЭ). Добжанский впервые сформулировал важнейшее понятие об «изолирующих механиз-

мах эволюции» — репродуктивных барьерах, предпринял попытку применить уравнение Харди—Вайнберга (для идеальных популяций) к реальным популяциям и внедрил в популяционную генетику понятие «эффекта С. Райта», полагая, что микрогеографические расы возникают под воздействием случайных изменений частот генов в малых изолятах (изолированных экосистемах). Их последователями были Дж. Хаксли, Э. Майр, И. И. Шмальгаузен, Г. Ф. Гаузе, Н. П. Дубинин, А. Л. Тахтаджян, Э. Бауэр и др.

Сущность СТЭ заключается в признании преимущественного размножения определённых генотипов в фенотипе и передача их потомкам, а также рекомбинации генов как источника генетического разнообразия. Согласно СТЭ, для осуществления эволюции необходимо наличие трёх последовательных процессов: мутационного, рекомбинационного, создающего новые фенотипы особей, и селекционного.

К основным положениям СТЭ можно отнести следующие:

- элементарная единица эволюции — локальная популяция;
- материалом для эволюции служит мутационная и рекомбинационная изменчивость;
- естественный отбор — главная причина развития адаптаций, видообразования и происхождения надвидовых таксонов;
- дрейф генов — причина формирования нейтральных признаков;
- вид есть система популяций, репродуктивно изолированных от популяций других видов, и каждый вид экологически обособлен;
- видообразование заключается в возникновении генетических изолирующих механизмов и осуществляется преимущественно в условиях географической изоляции.

Если направленность трудов Холдейна и Добжанского была, в основном, генетическая, а Симпсона — палеонтологическая, то книга Дж. Хаксли «Evolution: The Modern synthesis» (1942) доминировала в области эволюционного синтеза. Основные положения его теории можно представить следующим образом:

1. Мутации и естественный отбор — взаимосвязанные процессы в эволюции.
2. Отбор в популяциях чаще всего действует на комплексы генов, его механизм определяется генотипом и фенотипом, а вектор — фенотипическим проявлением мутаций. При этом мутации не могут быть полезными или вредными, поскольку определяются средой. Преадаптивные мутации играют важнейшую роль в макроэволюции, особенно в периоды резких перемен условий обитания.
3. Главный критерий завершенности процесса видообразования — репродуктивная изоляция. Видообразование может быть непрерывным

и линейным, непрерывным и дивергентным, прерывистым и конвергентным.

4. Широко распространённые виды эволюционируют градуально, а малые изоляты — прерывисто и не всегда адаптивно. В основе прерывистого видообразования лежат специфические генетические механизмы.
5. Главные направления эволюционного процесса (прогресс и специализация) — есть компромисс между адаптивностью и нейтральностью. В процессе прогрессивной эволюции отбор действует в сторону улучшения структурной организации.
6. Анализ соотношения онто- и филогенеза позволяет обнаружить эпигенетические механизмы направленности эволюции.

И. И. Шмальгаузен впервые сформулировал принцип сцепленности механизмов микро- и макроэволюции, исходя из своей теории стабилизирующего отбора. В 1931 г. С. Райт выдвинул концепцию случайного изменения частот генов в популяции («*эффект Райта*»), способствующего формированию адаптивно нейтральных признаков. Гипотеза позволяла объяснить происхождение неадаптивных различий между таксонами. На базе этой теории Дж. Симпсон (1948) предложил гипотезу квантовой эволюции, согласно которой популяция не может самостоятельно выйти из зоны адаптивного пика, поэтому для прогрессивного развития необходим дрейф генов.

СТЭ в настоящее время фактически лежит в основе мировоззрения современной биологии. Тем не менее у этой теории существуют некоторые часто критикуемые общие положения. Одним из таких положений является подход к объяснению одинаковых морфологических и функциональных признаков, которые не были унаследованы, а возникли независимо в разных линиях эволюции организмов. Согласно неодарвинизму, все признаки организмов определяются генотипом и характером отбора. Поэтому параллелизм объясняется наследованием организмами большого количества одинаковых генов, а конвергенция — отбором. Вместе с тем сходные черты в достаточно удаленных линиях часто носят неадаптивный характер и, следовательно, не могут быть правдоподобно объяснены ни естественным отбором, ни общим наследованием. Независимое возникновение одинаковых генов и их сочетаний заведомо исключается, поскольку мутации и рекомбинация — случайные процессы. Сейчас представляется вполне естественным существование независимого и случайного появления одинаковых мутаций. Эти и другие факторы обуславливают значительную вторичную повторяемость в структуре ДНК и могут объяснить происхождение неадаптивного сходства с позиций неодарвинизма как случайного выбора из ограниченного числа возможностей [91].

Другой тезис связан с мнением некоторых сторонников концепции «прерывистого равновесия», противопоставляющих ее градуалистической теории эволюции по Дарвину и обосновывающих несостоятельность СТЭ ортодоксальной приверженностью теории постепенной эволюции. Однако

большинство сторонников СТЭ полагают, что длительный стазис можно объяснить действием стабилизирующего отбора, а быстрое изменение — эффектом «бутылочного горлышка» (в условиях резкой смены факторов среды обитания численность популяции резко сокращается, что способствует межвидовой гибридизации и близкородственному скрещиванию и в результате служит поддержанию адаптивной нормы популяции). Непредвзятое отношение к СТЭ показывает, что в настоящий момент эта теория в той или иной мере учитывает все имеющиеся точки зрения.

Теория прерывистого равновесия.

Идеи ступенчатого и волнообразного развития биологических систем выдвигались и разрабатывались нашими выдающимися соотечественниками **Н. В. Тимофеевым-Ресовским**, **С. С. Четвериковым**, **А. Н. Северцовым** и другими советскими учеными, хотя их труды мало известны за рубежом.

Теория «волн жизни» рассматривает характеристики динамики численности и плотности популяций и видов. В настоящее время представляется знаменательной история возникновения этого термина. Летом 1872–1873 гг. в пампасах Южной Америки было отмечено необыкновенное обилие солнечного света, сопровождавшееся частыми ливнями, что вызвало бурное развитие цветковых растений и, соответственно, шмелей. Кроме того, эти условия были столь же благоприятны для размножения мышей. А к осени появилось бесчисленное множество аистов (*Ciconia maguari*) и болотных сов (*Otus brachyotus*). Для обозначения этого явления **У. Г. Хэдсон** в 1896 г. употребил впервые термин *waves of life* — волны внезапного массового появления какого-либо вида, продолжающегося некоторое время и заканчивающегося уменьшением его численности до прежней нормы или ниже нее. И эти «приливы» и «отливы» повторяются постоянно и повсеместно. **Н. В. Тимофеев-Ресовский** отмечал: «...с полным правом можно утверждать, что нет такого вида, который бы время от времени не испытывал этих приливов или отливов... и все объясняют это по-своему: влиянием ли человеческой деятельности, залетами, заносами или, всего чаще, просто так называемой — случайностью. И редко кому, вероятно, приходило в голову, что в этих случаях мы имеем дело все с теми же волнами видовой жизни, вечно приливающими и отливающими в безбрежном море живой природы» [39].

В дальнейшем «концепция волн жизни» была разработана русским биологом **С. С. Четвериковым**. Им было отмечено, что подобные колебания численности могут быть повторяющимися, в частности быть сезонными или несезонными, обычно напрямую связаны с продолжительностью цикла развития организмов и часто сопровождаются колебаниями ареала популяций. Четвериков отметил эволюционное значение волн жизни в качестве фактора, способствующего изменению направления и интенсивности отбора, а также концентрации генов, содержащихся в популяциях. Впоследствии термин «волны жизни» был заменён термином «популяционные волны» [92].

Если численность жертв растёт, ухудшается их кормовая база, что отрицательно сказывается на их дальнейшем размножении и жизнеспособности. Возникает ситуация, благоприятствующая развитию заболеваний жертв и усилению хищников, что также способствует падению численности популяции жертв. Этот процесс регулируется соотношением затрат энергии на добывание корма и энергии, получаемой с потреблённым кормом. Меньше жертв — меньше хищников, следовательно, снижение численности животного-потребителя создаёт предпосылки для восстановления численности животных, служащих для него кормом. Колебания носят не синусоидальный, а релаксационный характер, а рост и снижение численности хищников запаздывают по фазе относительно колебаний числа жертв. Описанная ситуация в достаточной степени схематична. Резкое изменение климатических факторов вызывает, как правило, непериодические изменения численности, которые накладываются на основную кривую популяционной динамики. Периодичность численности популяций более отчётлива в сравнительно простых биоценозах (тундре, степи, пустыне) и слабее выражена в сложных биоценозах, особенно во влажных тропических лесах.

Ввиду зависимости численности популяций от условий среды, волны жизни сопровождаются не только колебаниями этой численности, но и изменениями границ ареалов. Классиками волны жизни трактовались более всего как колебания в точечных системах. Время и пространство обсуждались в разных теориях. Миграция видов не входила в теорию «волн жизни». Главное в понятии волны с точки зрения биофизической экологии состоит в том, что «волна» объединяет пространство и время развития и распространения биологических систем.

Сходная теория немонотонного развития биологических систем — теория прерывистого равновесия — развивалась **Н. Эдбриджем** и **С. Гулдом** (1972). Согласно этой теории, фенотипическая эволюция, эволюция свойств, запрограммированных в геноме, происходит в результате редких периодов образования новых видов (кладогенез), которые протекают относительно быстро по сравнению с периодами устойчивого существования видов. Теорию прерывистого равновесия обычно противопоставляют теории филетического градуализма, которая утверждает, что большая часть процессов эволюции протекает равномерно в ходе постепенной трансформации видов (анагенез).

Когда в результате синтеза классического дарвинизма с генетикой и молекулярной биологией родилась СТЭ, позиция градуализма значительно укрепилась. И главным источником наследственной изменчивости стали считать случайные мутации. А поскольку мутационный процесс носит случайный и ненаправленный характер, следовательно, он должен идти примерно с одинаковой скоростью у всех живых организмов. (Эта гипотеза легла в основу принципа «молекулярных часов».) На основе этой теории последовательного и постепенного развития по числу различий в нуклеотидных последо-

вательностях ДНК принято оценивать время расхождения видов. И, как правило, этот метод дает достаточно правильную усредненную картину.

С другой стороны, мутагенез отнюдь не всегда носит абсолютно случайный характер. И в разных группах организмов и даже в разных частях генома он идет с разной скоростью. Сторонники градуализма объясняют это противоречие возможностью учета таксонометрических особенностей, разницей между значимыми и «молчащими» генами и выборкой участков генома, обеспечивающих рациональность последующей мутации.

Для биологической эволюции характерно скачкообразное или салютаторное развитие. Самой крутой ступенью биологического прогресса является ароморфоз, посредством которого организмы вступают в качественно новые взаимоотношения со средой обитания, что позволяет им осваивать ресурсы на новом уровне и расширять зону адаптации. При этом следует учитывать, что освоение новых адаптивных зон часто связано с регрессом или регрессом. Ароморфоз обусловлен необходимостью поддерживать гомеостаз при обмене веществом и энергией с внешней средой, следовательно, его суть заключается в повышении независимости организма от среды обитания. Параллельно с этим процессом идет формирование все более гибких форм реагирования организмов на изменения внешней среды.

Вместе с тем характер преобразований организмов определяется в гораздо большей мере природой их организации и свойствами, чем характером изменений внешних условий. Поэтому не все ароморфозы были приурочены к значительным изменениям условий внешней среды (формирование организации птиц происходило во второй половине юрского периода, когда в геосфере не были отмечены значительные качественные изменения). Иными словами, несмотря на взаимозависимость организма и среды обитания, только накопление и синергизм частных прогрессов и, более того, наличие ключевых частных ароморфозов способствовали общим изменениям организации.

Первоначально ароморфозы формируются как частные проявления. Например, основные ароморфозы плацентарных млекопитающих представляют собой накопление частных признаков: увеличенные полушария переднего мозга с развитой корой, четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, появление шерстного покрова, молочных желез, плаценты и др. Каждый из этих признаков в отдельности не обеспечивает перехода на новый качественный уровень — только их суммарное неаддитивное воздействие приводит к ароморфозам. Узкая специализация в большинстве случаев приводит к утрате эволюционной пластичности, и тогда прогресс сменяется стабилизацией, а иногда регрессом. При накоплении узкоспециализированных признаков в течение длительного адаптационного времени они могут приобрести характер ароморфозов — это новый эволюционный цикл. То есть в основе цикличности биосферных процессов лежит филогенез. Частным проявлением биосферной цикличности являются биологические циклы.

Многочисленные общности ароморфозов в эволюции позвоночных животных связаны с синергизмом последовательных качественных изменений (авторы подразумевают отсутствие линейной причинно-следственной последовательности элементарных актов в эволюционном процессе). К основным из них относятся [88]:

- развитие механизма активной вентиляции жабер (жаберного насоса) у древнейших позвоночных, формирование челюстного аппарата (с перестройкой передних жаберных дуг), интенсификация вентиляции жабер у костных рыб и приобретение ими плавательного пузыря (гидростатического аппарата, регулирующего плавучесть);
- развитие у предков высших наземных позвоночных — амниот зародышевых оболочек (амниона, серозы, аллантоиса), обеспечивающих возможность кладки яиц на суше;
- развитие мощного всасывающего (разрезающего) дыхательного насоса грудной клетки у рептилий;
- формирование летательного аппарата у птиц;
- развитие живорождения и выкармливания детенышей молоком у млекопитающих; совершенствование головного мозга у птиц, млекопитающих и человека.

Теорию пунктуализма, в основном, можно свести к следующим положениям:

- вид — относительно устойчивая самоорганизующаяся система;
- для возникновения новой системы необходима дестабилизация или даже разрушение старых внутренних связей в результате резкого изменения условий среды или искусственной селекции;
- на популяционном уровне дестабилизация проявляется, прежде всего, в резком росте изменчивости, в результате чего может сформироваться новая таксонометрическая разновидность (это правило дестабилизации сформулировал В. В. Жерихин, базируясь на работах Г. Х. Шапошникова по анализу смены адаптивных норм, и в дальнейшем развил А. С. Раутиан).

Но существует еще одна точка зрения: между понятиями «постепенная» и «прерывистая» эволюция имеется разница во временных интервалах и механизмах. Поэтому их можно рассматривать как взаимодополняющие процессы. Соотношение градуалистической и пунктуалистической составляющих эволюционного процесса можно оценить количественно путем сопоставления длины ветвей «эволюционных деревьев» различных групп организмов, которые строятся на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК. Анализ показал, что в среднем 22 % различий в ДНК возникает во время кратких периодов интенсивного видообразования, а 78 % постепенно накапливаются во время длительных периодов.

Следует учитывать, что в данной работе рассматривались только различия в нуклеотидных последовательностях, причем функциональное значение этих различий не учитывалось, что является характерной методикой при построении «молекулярных деревьев». Но на морфологическом уровне картина может быть иной, поскольку, с одной стороны, значительная часть изменений ДНК не отражается на строении организмов, а с другой стороны, даже небольшие изменения на ключевых участках ДНК способны вызывать радикальные изменения на морфологическом уровне [93].

Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) — современная эволюционная теория, основанная М. А. Шишкиным (1987) на основе работ А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена и К. Х. Уолдингтона. И. И. Шмальгаузен дополнил морфобиологическую теорию эволюции А. Н. Северцова концепцией целостности организма в онто- и филогенезе, а также теорией стабилизирующего отбора. Дальнейшее развитие русская эволюционная традиция получила в трудах М. А. Шишкина и его последователей (термин «эпигенетическая теория эволюции» был предложен Шишкиным).

К основным положениям ЭТЭ относятся [94–96]:

- в качестве основы естественного отбора ЭТЭ рассматривает целостный фенотип, на базе которого отбор не только фиксирует полезные изменения, но и принимает участие в их создании;
- основное влияние на наследственность оказывает не геном, а совокупность факторов, воздействующих на онтогенез — эпигенетическая система;
- отбор ведёт к стабилизации ряда последовательных онтогенезов, устранив отклонения от нормы (морфозы) и формируя устойчивую траекторию развития (креод);
- эволюция заключается в преобразовании одного креода в другой в результате возмущающего воздействия среды, в ответ на которое эпигенетическая система дестабилизируется и возникают множественные морфозы (некоторые из этих морфозов получают селективное преимущество, и в течение последующих поколений их эпигенетическая система вырабатывает новую устойчивую траекторию развития).

В настоящее время место ЭТЭ в системе эволюционных концепций двойственно. Противники этой теории, в лучшем случае, склонны рассматривать ЭТЭ в качестве полезных дополнений к СТЭ. С другой стороны, на западе появилось новое научное направление «Evo-Devo» (evolution и development), основанное на идеях Шмальгаузена и Шишкина, которые почему-то не упоминаются в качестве родоначальников. Причем это направление развивается не в качестве самостоятельной теории (как на ее родине), отвергающей базовые представления о том, что в основе эволюции лежат случайные мутации, а в качестве дополнения к СТЭ.

В рамках ЭТЭ ставится задача описания перехода из одного фенотипического состояния в другое в результате двух событий: дестабилизации прежнего фенотипа, ведущей к повышению изменчивости, и стабилизации одного из таких уклонений в качестве новой нормы. И на базе этой задачи строится свое «древо жизни» [95]. Но следует учитывать, что это биологическое древо Северцова существенно отличается от древа его ученика — Шишкина (в первом случае это приверженность дарвинизму, а во втором — углубление в переходную область). Таким образом, мы имеем дело с развивающимся направлением в теории эволюции.

Последователи же Шишкина (наши соотечественники) не только противопоставляют свои взгляды доминирующим эволюционным представлениям и особенно СТЭ, но и видят в этой теории альтернативу неodarвинизму (табл. 5.9).

Из этой таблицы, на первый взгляд, следует полная несостоятельность СТЭ по сравнению с ЭТЭ. Это, разумеется, не соответствует действительности, хотя бы даже в силу того, что каждый тип отбора «работает» в определенных условиях, а спор о первичности изменения генотипа или фенотипа напоминает спор о первичности курицы и яйца.

Достоинством ЭТЭ является ее акцент на механизмах возникновения новых таксонов в рамках первичности изменения фенотипа в эволюции, что позволяет учитывать морфологические, палеонтологические и эмбриологические данные. Это является преимуществом по сравнению с СТЭ, в которой не сочленяются генетические и морфологические данные.

Таблица 5.9

Противопоставление основных положений СТЭ и ЭТЭ [97]

Основные элементы теорий эволюции	СТЭ	ЭТЭ
Природа наследственности (устойчивости)	изначальна и не требует объяснения	создается естественным отбором
Объект первичного изменения	генотип	фенотип
Элементарная эволюционная единица	популяция	вид
Элементарное эволюционное явление	изменение частот генотипов	изменение эпигенетической системы
Главный фактор изменения	движущий отбор	стабилизирующий отбор
Темп эволюции	постепенный и непрерывный	прерывистый
Методологическая основа	редукционизм	системный подход

Мы не имеем возможности углубляться в трактовку изложенных положений — это дело профессионалов-эволюционистов. Но в каждой из этих теорий есть свои плюсы и минусы, каждая из них самобытна и талантлива. Эволюция биосферы, по-видимому, не может быть описана с помощью единственной теории, а потому многообразие теоретических концепций не только неизбежно, но и конструктивно.

Номогенез. Теорию номогенеза выдвинул в 1922 г. **Л. С. Берг** (1876–1950), противопоставив ее дарвинизму, но признание теория получила лишь 60–80-е гг. XX в. (табл. 5.10).

Таблица 5.10

Отличия дарвинизма и номогенеза по Л. С. Бергу [98]

Дарвинизм	Номогенез
1. Все организмы развились из одной или немногих первичных форм, т. е. монофилетично или олигофилетично	1. Организмы развились из многих тысяч первичных форм, т. е. полифилетично
2. Дальнейшее развитие шло дивергентно	2. Дальнейшее развитие шло преимущественно конвергентно (частью дивергентно)
3. На основе случайных вариаций, которым подвергаются отдельные единичные особи, путём медленных, едва заметных непрерывных изменений	3. На основе закономерностей, захватывающих громадные массы особей, на обширной территории, скачками, пароксизмами, мутационно
4. Наследственных вариаций масса, и идут они по всем направлениям	4. Наследственных вариаций ограниченное число, и идут они по определённым направлениям
5. Фактором прогресса служит борьба за существование и естественный отбор	5. Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, а кроме того, будучи факторами в основе своей консервативными, охраняют сложившуюся норму
6. Виды в силу своего происхождения путём дивергенции связаны переходами друг с другом	6. Виды в силу своего мутационного происхождения резко разграничены один от другого
7. Процесс эволюции состоит сплошь в образовании новых признаков	7. Эволюция в значительной степени есть развёртывание уже существующих задатков
8. Вымирание организмов происходит от внешних причин: от борьбы за существование и выживания наиболее приспособленного	8. Вымирание есть следствие как внутренних (автономических) причин, так и внешних

В соответствии с «элементаристской» парадигмой, эволюционный процесс есть динамика «частот дискретных наследственных детерминант (генов) в популяциях в условиях отбора», определяемого дивергенцией [99]. (Сразу всплывает в памяти крылатое: «Самая главная молекула».) В рамках такого подхода легко представить плавный ход эволюционного процесса. Альтернативная холистская парадигма, выдвинутая Бергом, состоит в том, что рассмотрение отбора переносится на системный уровень, где элементарным эволюционирующим блоком становится онтогенетический процесс в целом. В рамках этой парадигмы разумно рассматривать эволюцию как скачкообразное изменение такой системы. Можно ожидать, что эволюционный отбор значительно более эффективен при скачкообразных фенотипических изменениях в эволюционирующих системах.

Таким образом, к основным важным для эволюционной теории вопросам, поднятым номогенезом, относятся: невозможность плавного смещения адаптивной нормы под действием отбора и дискретный характер изменений. И решались эти проблемы Бергом с позиций «новообразований» через устойчивость, дестабилизацию и изменчивость биологических систем.

Берг определял устойчивость прежде всего как «способность системы приспосабливаться к меняющимся условиям путем адекватной модификации (но не революционной перестройки!) собственной структуры», которая характеризуется неуклонным ростом. И далее отмечал, что одним из важнейших факторов устойчивости популяции является «ее разнообразие, или полиморфизм (как явный, так и скрытый). Чем разнообразнее особи в популяции, тем больше вероятность, что при резком изменении условий хоть какие-то из них... окажутся преадаптированными к новым условиям» [98]. В противовес устойчивости, дестабилизация как «ключевой момент эволюционного новообразования» необходима системе для образования новых таксонов, причем это «не плавный „сдвиг“ организмов в нужную сторону (так должен был бы действовать движущий отбор), а дестабилизация системы, проявляющаяся, прежде всего, в резком росте изменчивости» [98]. Согласно Бергу, именно стабилизирующий отбор «подхватывает отклонения от старой нормы и быстро фиксирует их в качестве новой нормы» [98].

Процесс «новообразования» подчиняется следующим закономерностям [98]:

- для образования новых таксонов необходимо, «чтобы новые признаки появились на обширных территориях и сразу у громадной массы особей»;
- причинами вымирания старых форм и образования новых являются внутренние, или «автономические», и внешние, или «хорономические» факторы;
- «отбор есть фактор консервативный», поэтому его роль сводится к сохранению нормы и устойчивости;
- соответствия таксонов определенным географическим ландшафтам.

Таким образом, номогенез трактует эволюционный процесс как «образование новых форм на основе закономерностей», обусловленных блочным принципом развития организмов и направленных средой мутационных изменений. А для осуществления этих «новообразований» «нужна обычно не одна счастливая вариация, а целая комбинация таковых». (Например, для приобретения способности к быстрому передвижению животному необходимо удлинение всех 4-х ног, «и в том же направлении должны удлиниться мышцы, сосуды, нервы, перестроиться все ткани»). Причем эти комбинации должны носить не случайный, а направленный наследственный характер. В противном случае «вся эволюция должна была бы быть... перманентным чудом» [98]. А поскольку отбор — не есть чудо, он «вовсе не благоприятствует отдельным счастливым уклонениям, а сохраняет норму», и «процесс видообразования идет путем массовой трансмутации» [98].

По мнению Блюменфельда, существенно изменять вероятность реализации случайной точечной мутации может только наличие «начального плана». И этим планом является «фундаментальное свойство жизни — целенаправленность». А главное «утверждение Берга может быть сформулировано следующим образом: биологическая эволюция происходит в соответствии со строгими законами, в отличие от дарвиновской эволюции, которая основана на случайных событиях. Борьба за существование и естественный отбор играют в этом процессе вторичную роль и, во всяком случае, прогресс в организации не зависит от борьбы за существование» [87].

Берг, как и Геккель, утверждал, что «при развитии особи наблюдается... повторение тех стадий, через которые предположительно прошла эволюция данной группы» и называл это «предварением признаков». И это явление указывает нам, что «индивидуальное развитие может не только повторять филогению, но и предварять ее, а филогения какой-либо группы может опережать свой век, осуществляя формы, которые в норме свойственны более высоко стоящим в системе организмам». Эту закономерность Берг назвал «новым биогенетическим» законом (онтогенез может и повторять, и предварять свою филогению; филогения может и повторять, и предварять чужую филогению), который «имеет кардинальное значение в вопросе о роли естественного отбора» [98]. Берг заменяет ретроспективу Геккеля перспективой, хотя нам неизвестно, каким образом он сам трактовал положения, развивавшиеся Геккелем.

Итак, «эволюция складывается из трех процессов: повторения уже существующих форм, образования новых и предварения будущих». И направление эволюции определяется конвергенцией, что, с одной стороны, противоположно дивергентной эволюции по Дарвину, а с другой стороны, подтверждает закономерность отбора. «Дивергенция, конечно, существует, хотя и в ограниченном размере, но над нею царит закон конвергенции или иначе — развития на основе закономерностей» [98].

В давних рассуждениях академика Берга можно увидеть глубокую аналогию с представлениями физики, успешно вошедшими в молекулярную

биофизику, относительно кооперативных фазовых переходов или более поздними представлениями синергетики о коллективных явлениях в процессах пространственно-временной самоорганизации в диссипативных системах.

Концепция параллельной эволюции.

Известные затруднения в современной эволюционной теории вызывают объяснения одинаковых морфологических и функциональных признаков, которые не были унаследованы, а возникли независимо в разных линиях эволюции организмов. Известно, что черты сходства, развивающиеся в достаточно удаленных линиях, часто бывают неадаптивны и поэтому не могут быть правдоподобно объяснены ни естественным отбором, ни общим наследованием. Принятые представления о случайности мутаций в настоящее время недостаточны. Мутации случайны лишь по отношению к среде обитания, но не к существующей организации генома. Сейчас представляется достаточно естественным, что разные участки ДНК обладают различной устойчивостью: одни мутации будут возникать чаще, другие — реже, вследствие чего повышается вероятность независимого появления аналогичных мутаций. Эти и другие факторы могут обеспечить значительную вторичную повторяемость в неоднородной структуре ДНК и объяснить происхождение неадаптивного сходства как случайного выбора из ограниченного числа возможностей в системе с предпочтениями. Фактически, нам представляется, что данный подход неявным образом развивает идеи номогенеза.

«Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» **Н. И. Вавилова** позволил связать явление параллелизмов (независимого появления сходных признаков в разных группах) с закономерностями внутривидовой изменчивости (у близких видов встречаются подобные вариации).

Существует множество примеров сходимости путей эволюции в разных группах, развивавшихся параллельно. Так, ранее считалось, что археоптерикс, сочетающий признаки хищных динозавров-теропод и птиц, — классический пример переходной формы: от динозавров произошел археоптерикс, от археоптерикса — настоящие птицы. Но оказалось, что многие виды мелких динозавров в разное время приобретали различные перья, которые возникали либо как средство планирования при прыжках с ветки на ветку (древесные формы), либо для ускорения бега (бегающие наземные формы), либо для полета («четырехкрылые» формы). А предки настоящих (веерохвостых) птиц произошли не от археоптерикса и не от пернатых динозавров, а от более древних пресмыкающихся — общего предка динозавров и птиц. Птичьи признаки приобретались параллельно в разных группах мелких хищных динозавров в юрском и раннем меловом периодах, но эта линия оказалась тупиковой. И только после вымирания в конце мелового периода доминантной линии подавленная ею линия веерохвостых птиц уцелела и произвела огромное разнообразие настоящих птиц в кайнозое [100].

Разные группы покрытосеменных также произошли параллельно и независимо от разных групп голосеменных. Они входили в состав одних и тех же растительных сообществ и подвергались давлению одних и тех же факторов среды, и признаки различных групп покрытосеменных появляются в нескольких линиях голосеменных проангиоспермов, которые, в свою очередь, произошли подобным образом от еще более древних голосеменных. Таким образом, в генетическом плане цветковые унаследовали значительную часть развивавшегося в течение многих миллионов лет генотипа семенных растений. В этом заключается основа их исключительно высокого биологического разнообразия [101].

Ярким примером параллелизма служит независимая эволюция древних копытных в Южной Америке, Северной Америке и Старом Свете. Известно, что Южная Америка долгое время была изолирована от других материков (от северных материков — весь кайнозой; в олигоцене — отделилась от Антарктиды; в плиоцене — соединилась с Северной Америкой), но еще до наступления полной изоляции туда проникли примитивные плацентарные млекопитающие — древние копытные. И далее их эволюция на всех трех материках протекала параллельно: в Старом Свете они дали начало отрядам парно- и непарнокопытных, в Южной Америке — другим отрядам копытных, среди которых появились формы, во многом похожие на лошадей, носорогов, верблюдов, зайцев и слонов.

Поразительные примеры параллельной эволюции наблюдались в последние годы в Аральском море, которое разделилось на два изолированных водоема — Большой и Малый Арал [102]. В результате резко увеличившейся солености в обоих вымерла большая часть видов животных и растений. Но некоторые двустворчатые моллюски выжили, и ввиду резкой смены условий обитания начали быстро эволюционировать, и эти эволюционные процессы протекали очень сходным образом в двух разобщенных водоемах. При этом различия между исходными и новыми формами порой очень велики (такая степень различий характерна для разных родов, а иногда и семейств двустворчатых моллюсков). Массовое вымирание освободило множество эконих: вымерли все моллюски-фильтраторы, но выжили многие зарывающиеся грунтоеды. В результате грунтоеды стали превращаться в фильтраторов, при этом в строении их раковины происходили соответствующие изменения.

В эволюции биосферы очень часты случаи, когда из двух параллельно развивающихся линий инадаптивная форма достигает успеха первой на основе быстро приобретенных адаптаций, а медленно развивающаяся эвадптивная форма приобретает более сбалансированные адаптации и становится доминирующей. И, вероятнее всего, именно пресс со стороны «быстрой» группы катализирует эволюцию «медленной» эвадптивной формы, так как позволяет за более длительный срок приобрести более совершенные адаптации [103].

Поскольку ароморфоз есть сложный комплексный процесс, захватывающий сразу несколько разных (хоть и родственных) групп организмов, часто один и тот же признак способен проявляться в нескольких эволюционных линиях почти на одном временном отрезке. Развивается довольно большое многообразие переходных форм, у которых прогрессивные признаки в начале распределены мозаично, но постепенно накапливаются в отдельных эволюционных ветвях: движение в одном направлении, но разными путями идет одновременно по нескольким ветвям.

Концепция блочной эволюции.

Первым о блочной структуре живых систем заявил **Эр. Брюкке** (1861), утверждавший, что клетка есть механизм, состоящий из меньших механизмов. И действительно, на всех иерархических уровнях организации — от молекулярного до биосферного — проявляется блочный принцип эволюции. Не может изменение одного малого компонента повлечь за собой прогрессивное развитие всей системы. Как отмечалось, о том же утверждала теория номогенеза.

На популяционном уровне средой эволюции является, прежде всего, экологическая ниша, занимаемая популяцией в определенном биогеоценозе. Поэтому «в основе филогенеза лежит коадаптивная эволюция компонентов разного ранга экологических систем» [104]. В то же время вид как система генетически взаимосвязанных популяций является блоком (или компонентом) различных по своему составу сообществ, а биогеоценоз — экосистем разного иерархического уровня сложности. В результате адаптация каждой популяции влияет на эволюцию сообщества и биогеоценоза.

В дарвиновской теории эволюции сформулировано фундаментальное представление о ненаправленной изменчивости как основе отбора и эволюции, а в классической генетике преобладает представление о случайном характере мутаций, что доказано экспериментами Лурия—Дельбрюка и др. При этом в классической генетике и эволюционной теории вопрос о существовании пределов изменчивости фактически не рассматривался. К примеру, оценки размеров последовательностей генов, белков (до 10^3 мономеров) и геномов (до 10^7 у прокариот и 10^{10} — у эукариот) вызвали множество вопросов, поскольку уже цепочка белка длиной в 100 мономеров дает слишком большое число возможных вариантов.

Единственным путем для разрешения этого парадокса стал переход к рассмотрению случайности и изменчивости с позиций блочной эволюции, в том числе на генетическом уровне (основным принципом возникновения и эволюции генов, РНК, белков и их систем является блочный принцип структуры, причем блоками служат функционирующие компоненты, фрагменты уже существующих макромолекул и их систем). Так, блочная структура глобулярных белков отражается на процессе их сворачивания (самоорганизации): в результате синтеза первичной последовательности формируются вы-

раженные пространственные структуры, которые далее поэтапно взаимодействуют, образуя единую систему. Сходный процесс самоорганизации осуществляется также при формировании вторичной структуры функциональных и геномных РНК (т-РНК, р-РНК и др.) [90]. Фактически речь идет о переходе от линейной парадигмы случайных независимых мутаций к парадигме нелинейной системного формирования геномных изменений.

Велика также роль условий, при которых в клетке действуют механизмы репараций, рекомбинаций, транспозиций и др., при этом наличие повторов резко увеличивает вероятность актов, приводящих к изменчивости. Границы изменчивости определяются, в основном, уже апробированными блоками. В качестве примера можно рассмотреть переход от гаплоидного прокариотического к диплоидному эукариотическому геному (эволюционного приспособления более широкого профиля). Качественное увеличение информационного содержания невозможно без резкого роста размера генома. И поскольку размер генома прокариотов имеет верхнюю границу, определенную лимитирующими звеньями и, следовательно, вероятностью возможных мутаций, преодоление этой границы возможно с переходом к диплоидности, что увеличивает возможность новых модульных комбинаций [90].

Процесс «собирания» блоков зависит от их структуры, функций и сложности прямых и обратных связей в системе и ориентирован на максимальное сохранение их целостности. Геномы в популяции не способны быстро адаптивно эволюционировать сразу по многим генам, поскольку это создает большие селективные потери, которые не компенсируются ростом размножения. Существование блоков позволяет им взаимодействовать пошагово, в частности, адаптация лимитирующих генов постепенно переводит их в иное качество. Лимитирующим становится другой ген, и процесс повторяется. Ограниченность возможных траекторий и повторяемость пошаговой эволюции имеет молекулярные основы. Поэтому положительный или отрицательный эффект мутаций зависит от того, какие мутации успели закрепиться ранее, а последовательность мутаций и их закрепление ведут либо к обратимости, либо к необратимости случайных процессов.

Изучение адаптации бактерий к антибиотикам подтвердило это положение [105]. Бактерии приспособляются к антибиотикам из группы бета-лактамов (к ним относится широко используемый пенициллин) благодаря мутациям гена, кодирующего фермент бета-лактамазу. В ходе адаптации бактерий к цефотаксиму — антибиотику третьего поколения из группы бета-лактамов — в исходный вариант гена бета-лактамазы искусственно было внесено пять мутаций, в результате чего устойчивость к антибиотику возрасла в 10 тыс. раз. В естественных условиях одновременное появление сразу пяти полезных мутаций маловероятно (учитывая пошаговый процесс в линейной модели эволюции — каждая предыдущая мутация должна закрепляться или не закрепляться последующей). Более того, для сложных систем невозможен

простой аддитивный эффект. И действительно, выяснилось, что одна из пяти мутаций не только не увеличивает, а снижает устойчивость к антибиотику, а другая — ускоряет гидролиз цефотаксима, но в целом лишь незначительно повышает устойчивость к антибиотику. А их сочетание резко повышает устойчивость организма, поскольку в ходе адаптации к цефотаксиму первая мутация может быть зафиксирована лишь после наступления второй. Расчеты показали, что в 99 % случаев эволюция «выбирает» один из 10, а в 50 % — одну из двух наиболее вероятных траекторий.

Так, «...имеются серьезные основания считать, что рекомбинация обычно подавлена именно в тех участках хромосом, где расположены... блоки коадаптированных генов» [107].

В целом, идею блочной эволюции можно сформулировать следующим образом: основным принципом возникновения и эволюции биологических систем является блочное комбинирование «готовых» структур.

Нейтральная теория молекулярной эволюции. В современной трактовке теория нейтральной молекулярной эволюции (впервые сформулирована **Кимурой, Кингом и Джуксом**) утверждает, что большинство изменений, происходящих в процессе эволюции на молекулярном уровне, нейтральны или почти нейтральны. При этом они могут обладать или не обладать определенными значимыми функциями на данном этапе эволюции. Большинство генов достаточно долго трансформируется в роли нейтральных, но нейтральные на определенном этапе гены или их сочетания при изменении внешних условий могут занять качественно иную позицию и создать новые блочные комбинации. Насущная необходимость возникновения новых комбинаций, лежащих в основе изменчивости, приводит к возрастанию роли мобильных элементов, их дифференциации и специализации, т. е. определяют особенности эволюции на каждом этапе и переходе.

Изучая скорости аминокислотных замен в белках, Кимура обратил внимание на несоответствие данных, полученных им и еще ранее Р. Фишером. Модель балансирующего отбора Р. Фишера, созданная для объяснения популяционного полиморфизма, основана на селективном преимуществе гетерозигот. Однако в реальности уровень гетерозиготности большинства организмов в среднем не превышает 7–15 %, а тысячи аллелей в популяциях, производящих полиморфные белки, не могут обладать адаптивной ценностью. Эти несоответствия натолкнули Кимуру на мысль о том, что большинство нуклеотидных замен должно носить нейтральный характер и фиксироваться случайным дрейфом, а соответствующие полиморфные аллели поддерживаться в популяции балансом между мутационным давлением и случайным отбором.

В основе нейтрализма лежат следующие положения [85]:

- не все изменения нуклеотидного ряда ДНК приводят к изменению последовательности аминокислот в молекуле белка;

- поскольку часто функции мутировавших генов совпадают с функциями нормальных, отбор по отношению к ним — нейтрален, а исчезновение и закрепление мутаций в генофонде случайно;
- в результате отбору «по существу безразлично, какие генетические механизмы определяют развитие данной формы и соответствующей функции, характер молекулярной эволюции совершенно отличен от характера фенотипической эволюции».

Более того, нейтральные замены регулируют возможность закрепления других мутаций, выступая важным фактором эволюции на молекулярном уровне. И эти возникшие регуляторные связи способствуют возникновению необратимости в интегрированном процессе молекулярной эволюции. На примере эволюции глюкокортикоидного рецептора (GR — белка, управляющего реакцией клеток на «гормон стресса» кортизол) удалось показать путь этой необратимости [106]. Кортизол — гормон стероидной природы, секретируемый корой надпочечников, является регулятором углеводного обмена и принимает участие в развитии стрессорных реакций организма. Белок GR приобрел нынешнюю функцию путем утраты предыдущей более 400 млн лет назад в результате замены двух ключевых аминокислот — AncGR1 и AncGR2. В этот период произошло разделение предков челюстноротых позвоночных, а также лучеперых и лопастеперых рыб (последние являются предками наземных позвоночных). AncGR1 присутствовал у челюстноротых (к ним относятся хрящевые и костные рыбы, а также наземные позвоночные или тетраподы — их потомки), а AncGR2 — у последнего общего предка костных рыб и тетрапод, который жил на 40 млн лет позже. Белок AncGR1 был слабоспецифичным рецептором, реагирующим на широкий круг минералокортикоидов и значительно слабее на кортизол, а AncGR2 — специализированным рецептором, избирательно реагирующим на кортизол (как и современные GR наземных позвоночных). Смена функции рецептора при переходе от AncGR1 к AncGR2 была связана с заменой 7 из 37 аминокислот в той области белковой молекулы, которая отвечает за связывание стероидного гормона. Первая замена серина пролином привела к изменению конфигурации активного центра белковой молекулы, вторая — к прикреплению молекулы кортизола к активному центру GR (посредством дополнительной водородной связи). Последующие три замены усилили избирательное связывание кортизола, снизив его реакцию на минералокортикоиды и стабильность пространственной конфигурации белковой молекулы. Последние 2 из 7 замен нивелировали вредные эффекты предыдущих и позволили закрепиться полученному эффекту в ходе естественного отбора. Итого, для смены функции GR понадобилось 7 аминокислотных замен, способствовавших приобретению белком новой функции. До тех пор пока эта новая функция обеспечивалась вышеперечисленными аминокислотными заменами, эволюция GR еще могла стать обратимой (например, если бы предкам костных рыб и тетрапод понадобилось, чтобы GR вновь начала реагировать на мине-

ралокортикоиды в зависимости от условий обитания). По-видимому, 5 из 30 оставшихся «нейтральных» замен помогли сделать полученные изменения эволюционно необратимыми. Эти данные подтверждают правило — в ходе естественного отбора закрепляются только такие эволюционные изменения, при которых каждый этап является или полезным, или нейтральным.

Таким образом, большинство генов достаточно долго эволюционирует в качестве нейтральных, но нейтральные на определенном этапе звенья (гены) при изменении внешних условий могут занять качественно иную позицию и создать новые блочные комбинации. А необходимость возникновения новых комбинаций изменчивости приводит к возрастанию роли мобильных элементов, их дифференциации и специализации, т. е. определяет особенности эволюции на каждом этапе и в целом.

С. Э. Шноль развивает концепцию «кинетического совершенства» как критерия эволюционной успешности вида: «Совершенствование по критериям собственно биологических факторов обуславливается главным образом выбором траектории, движение по которой в направлении роста биологического (кинетического) совершенства идет с наибольшей скоростью. Скорость возрастания биологического совершенства является мерой биологического прогресса». Следуя А. Н. Северцову (1866–1936), который установил четыре основных направления биологического прогресса через приспособительные изменения, регулирующие энергию жизнедеятельности популяций в филогенезе, он пишет: «В конкуренции за вещество, энергию и пространство из нескольких „мутантов“ побеждает тот, у которого итоговая скорость заполнения ареала выше... В самом деле, существенна не численность, а количество вещества, преобразуемого в единицу времени в вещество данного варианта (мутанта, вида)» [107]. С. Э. Шноль предлагает возрастание кинетического совершенства в виде филогенетического древа, поднимающегося по ступенькам эволюции и ветвящегося на них.

Наряду с «энергетическим» подходом, предполагающим наиболее эффективное «извлечение» энергии организмами из окружающей среды и ее преобразование, существует также «энтропийный», наиболее емко выраженный недавно **В. П. Щербаковым** [108]. Эволюция, по его мнению, — это способ живого противостоять энтропии, нарастающему хаосу и беспорядку. Она создает новации, но естественный отбор сохраняет только те из них, что придают организмам устойчивость к дальнейшим изменениям, те, что позволяют им консервативно воспроизводить свои копии в длинном ряду поколений. Вспоминая 2-й закон термодинамики и термодинамику открытых систем, можно полагать, что эти подходы не противоречат друг другу. Наряду с энергетическими и энтропийными подходами развития открытых систем развиваются и информационные. В простых физико-химических системах эти величины могут быть связаны относительно простыми и «понятными» аналитическими соотношениями, однако теория того, как они «контролируют» биологическую эволюцию, остается важнейшим предметом естествознания.

5.3.2. Эволюция биосферы как способ самоорганизации активных сред

Жизнь — это способ существования активных сред.

А. Н. Заикин

Биология и экология успешно постигают тонкие механизмы эволюционного развития живой природы, однако важнейшие философского уровня вопросы относительно «цели» эволюции и ее движущих сил по-прежнему остаются открытыми. Ответ на первый вопрос может быть парадоксальным и конкретным: эволюционный путь есть, а конечная цель отсутствует. Есть лишь пошаговое следование решению конкретных проблем выживания видов и экосистем, вплоть до биосферы в ходе изменений внешней среды и конкурентных отношений внутри биоценозов. По этой причине движущая разность потенциалов между начальными и конечными пунктами эволюции также отсутствует, а есть только использование локальных и конечных по величине распределенных источников энергии, характерных для «активной среды» с распределенным ресурсом энергии. И если конечная цель эволюции отсутствует, то опережающая задача «разведчиков» состоит в обнаружении устойчивой траектории развития и закреплении на ней.

Известно, что для эффективной работы системы (под эффективностью следует понимать способность оптимизировать поиск устойчивой траектории развития) ее алгоритм самоорганизации должен сочетать вертикальные и горизонтальные связи. Чем многочисленнее системные блоки, тем многочисленнее связи, чем более неравновесна и, следовательно, нелинейна система, тем менее предсказуем ее ответ на внешнее воздействие. Классическое филогенетическое древо отражает только принцип вертикальной эволюции. В то же время многочисленные данные позволяют утверждать, что в ходе эволюции происходили генные переносы как внутри таксонов (вплоть до царств), так и между ними.

Как механизм эволюции отбор направлен на компенсацию внутренних и внешних отрицательных факторов и способствует формированию стабильной иерархической структуры, а также устойчивой системы горизонтальных взаимодействий. Генетический дрейф направлен на горизонтальное перераспределение признаков между популяциями, а вертикальный перенос генов на закрепление генетического материала в поколениях. При этом наличие в системе «поддерживающих» мутаций служит основой автокаталитических режимов, характерных для автоволновой самоорганизации в активных средах. А дивергенция и конвергенция играют роль направляющих векторов в пространстве и времени (рис. 5.18).

На рисунке на фоне Солнца как источника энергии для биологической эволюции и символа активной среды схематично представлена сеть траекторий и связей в биологической эволюции как питаемой энергией Солнца

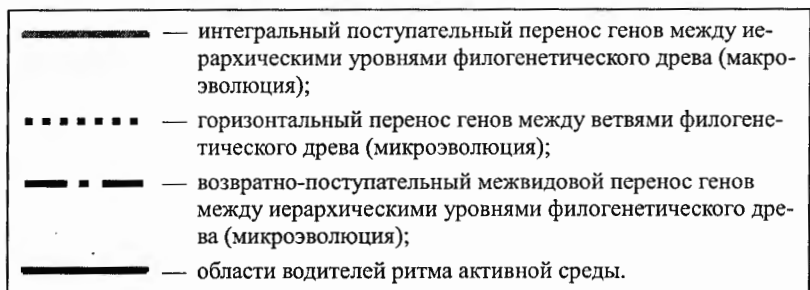
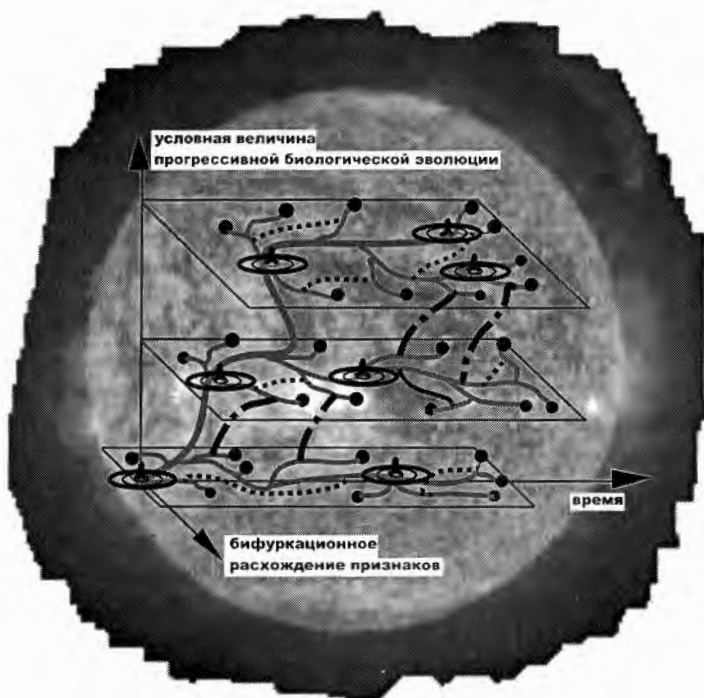


Рис. 5.18. Трехмерная сеть активной среды иерархических уровней эволюции биосферы

активной среды. Водители ритма, известные из представлений об автоволновой структуре эволюции активных сред, опять-таки, символическим образом отражают переход случайных мутаций в закрепившиеся свойства видов (по аналогии с превращением флуктуаций в гигантские флуктуации в нелинейных открытых системах).

Представление об активной среде как модели эволюционирующей биосферы лежит в основе нашего подхода к понятию «биофизической

экологии». Сам термин «активная среда» исходно появился в физике лазеров. Лазер — оптический квантовый генератор — устройство, преобразующее энергию накачки (световую, электрическую, тепловую, химическую и др.) в энергию когерентного, монохроматического, поляризованного и узконаправленного потока излучения. В качестве рабочей среды лазеров могут быть использованы все агрегатные состояния вещества, и эта среда, помещенная в оптический резонатор, после накачки энергией от внешних источников становится активной средой, способной генерировать поток вынужденного (индуцированного) излучения. Резонатор создает систему обратных связей между возбужденными атомами или молекулами, формирует автоволны. Общее соответствие между «простой» физической моделью и необъятной по сложности биосферой просматривается в том, что в обоих случаях мы имеем дело с термодинамически открытыми системами, возбудимыми активными средами, формирующими автоволны, с системами, способными генерировать качественно новое явление, исходно не свойственное самой системе: индуцированное лазерное излучение или появление новых биологических видов. Замечательная, но, конечно же, не буквальная, особенность приведенной аналогии между лазерами и биосферой состоит в их способности к одинаковой накачке энергией: световой (для биосферы — солнечной) или химической (для биосферы — окислительно-восстановительными процессами).

Образно говоря, эволюционный процесс можно уподобить потоку, который вызывается или всасывающим или нагнетающим насосом. Если бы у эволюции была конечная цель, то это был бы всасывающий насос. Если цели нет, а характер эволюции в целом прогрессивен, то движение обусловлено внутренними силами — нагнетающим насосом. Продолжая аналогию, мы можем сравнить естественный отбор с фильтром, который пропускает или не пропускает отдельные элементы в движущемся потоке. В подобном сравнении отбор не может быть движущей силой. Отбор может только определить векторы развития отдельных популяций и видов на данный момент времени и в данном биоценозе. Еще одной аналогией может служить выделение сигнала из шума, но для этого должно быть внешнее осмысленное устройство, распознающее образы.

Более адекватным, чем сравнение с фильтром, может быть сравнение с явлением перколяции — протеканием среды. Перколяции могут наблюдаться в решетках или других конструкциях, в том числе непрерывных, состоящих из большого числа подобных элементов или непрерывных областей, если такие распределенные системы находятся, подобно триггеру, в одном из двух устойчивых состояний. Примером может служить прохождение жидкости через объемный пористый образец (воды через губку), когда происходит постадийное наполнение полостей до тех пор, пока их размеры превосходят порог, препятствующий просачиванию жидкости от одной ячейки к другой — соседней и, в целом, от одного края образца до другого.

Движущей силой здесь служит разность давлений по краям образца. Другой пример — электрический пробой, вызываемый разностью потенциалов по краям диэлектрика. В начальный момент все узлы сетки являются непроводящими. При развитии процесса пробоя происходит переход непроводящих узлов в проводящее состояние, и их число непрерывно растет. В среднем эта локальная хаотическая цепь переходов, подобно фронту таяния льда, движется по градиенту электрического потенциала. В биологических системах эволюционные перколяции могут быть проиллюстрированы системой взаимоотношений организмов в биоценозах и биосфере в целом.

Итак, перколяцией называют момент появления такого состояния решетки, при котором образуется хотя бы один непрерывный путь через соседние проводящие узлы между противоположными краями системы. В различных системах перколяции могут стать разрастающимися устойчивыми «путепроводами», в других случаях — неустойчивыми. Например, неустойчивые траектории развития образуют: след молнии в атмосфере, который затягивается неионизированным воздухом, или перколяция, образуемая цепочкой водородных связей между молекулами воды, которая способна ежемоментно охватить весь Мировой океан, но при этом неустойчива. Сеть неустойчивых перколяций стохастична и непрерывно меняется, а потому не может служить траекторией для передачи информации или устойчивого развития системы. Устойчивые перколяции составляют траекторию эволюции вида или сообщества.

Движущей силой эволюции, «нагнетающим насосом», служит распределенная активная среда, составленная мозаикой биоценозов. В отличие от пассивной среды, в которой возможны малые флуктуации, активная среда способна формировать регулярные в пространстве и времени гигантские флуктуации, подобно протуберанцам на Солнце. В целом активная среда создает фронтальное «давление естественного отбора». С этими гигантскими флуктуациями как раз и «работает» внешний пассивный фильтр естественного отбора, позволяющий выйти данной ветви эволюции на устойчивую траекторию развития и закрепиться на ней.

В диссипативных системах, к которым относятся активные среды, происходит деградация свободной энергии (в частности, химической энергии) с образованием диссипативных автоволновых структур. «Белюсовскую» активную среду можно представить в одном случае как гомогенное автокаталитическое пространство. В другом случае — как хаотический набор конечноразмерных фрагментов, в каждом из которых данная периодическая реакция находится в случайной фазе цикла. В третьем случае мы имеем дело с концентрически распространяющимися от водителя ритма автоволнами. Как мы уже говорили, наиболее часто работающий пейсмейкер постепенно захватит все реакционное пространство, «поедая» своих более медлительных соседей. Данный вид конкуренции явно демонстрирует критерий отбора: пространство захватывает система, более эффективно

преобразующая свободную энергию. Концентрические системы способны устойчиво существовать или в почти идеальном плоском химическом реакторе, или в компьютерных моделях. В реальных системах, при наличии локальных неоднородностей, фронт плоских автоволн (фрагментов круговых) может разрываться с образованием левой и правой (L , D) спиральных автоволновых структур, которые закручиваются и «наматываются» во встречных направлениях, — это четвертый случай. В качестве неоднородностей могут выступать: механические включения, локальные градиенты рН, ионной силы, температуры или состава самой реакционной смеси.

Важнейшей особенностью смены симметрий автоволн от коаксиальной к спиральной является переход к предельно плотной упаковке витков ревербераторов, определяемой исключительно свойствами среды. Соответствующая упаковке минимально возможная длина автоволны в центрально-симметричной системе может достигаться исключительно при возникновении с определенной частотой функционирующего пейсмекера. При меньшей частоте волны будут разреженными, а при большей — хаотическими, из-за выпадения части волн вследствие несоответствия характерному рефрактерному времени. Спираль же, из всех перечисленных случаев, быстрее всех «вычерпывает» ресурс свободной энергии данной распределенной системы. Во всех случаях молекулярный химизм периодической химической реакции одинаков, однако период цикла (скорость реакции) может модулироваться надмолекулярной пространственной организацией процесса. Из этого рассуждения, в принципе, можно заключить, что переход от ахиральной к хиральной системе объективно обусловлен «стремлением» систем к обретению максимально эффективного режима диссипации.

До сих пор мы говорили о хиральной природе биомолекул как о вторичном явлении, возникшем вследствие «выбора» Природой в качестве «базового элемента» углерода, который в силу своих химических свойств обеспечил неограниченное «богатство» возможностей образовывать разнообразнейшие молекулярные конструкции. А хиральный дуализм — всего лишь «издержки производства», которые живой природе на пути эволюции приходилось преодолевать с помощью всевозможных биохимических уловок, формируя «хиральную чистоту биосферы». Это мы так думали о Природе. Вполне возможно, что она мудрее, и первичной эволюционной потребностью, выявившейся в ходе предбиологического и начального биологического отбора, была «потребность» в бифункциональности для эволюции, исходное системное стремление к развитию открытых нелинейных систем через бифуркации. С самого начала! Это углерод смог «удовлетворить» эволюционные потребности Природы в рациональной L/D -функциональности с последующей специализацией изомеров в структурной и регуляторной ролях. По существу, через принцип хиральности мы развиваем одно из самых общих и древних философских представлений относительно сосуществования двух не тождественных друг

другу принципов, образов мыслей, мировоззрений, жизнеустремлений и тому подобных пар объектов: мир идей и мир действительности (Платон), Бог и дьявол, Бог и мир, дух и материя, природа и дух, душа и тело, мышление и протяженность (Декарт), реальный и возможный миры (Г. В. Лейбниц), ноуменальное и феноменальное (И. Кант), неорганическая и органическая природа, субъект и объект, чувственное познание и разум, вера и знание, мир земной и мир потусторонний, необходимость и свобода, корпускулярно-волновой дуализм и т. д.

Убедительным для нас простым естественно-научным примером на эту тему является «развал» плоской (концентрической) белоусовской автоволны, накатывающейся на неоднородность, на две спирали — правую и левую. Спиральные автоволны более устойчивы, поскольку максимально эффективно, по сравнению с концентрическими, выбирают, вырабатывают энергетический ресурс среды, поддерживая свою структуру. Вообще же говоря, взгляд на автоволновое поле концентрических белоусовских автоволн вызывает мысль о том, что во Вселенной много пейсмейкеров — водителей ритма — и оттого велика вероятность подобного Земному начала Жизни. Общих по принципам формирования и, что уже не так вероятно, одинаковых по ее (Жизни) молекулярным носителям.

В развитие приведенного соображения можно высказать и еще одно: «прогрессивным» этапом биологической эволюции можно считать не только следование по пути, соответствующему некоторой виртуальной траектории устойчивого стационарного развития, но потенциально и с необходимостью несущей в себе возможность выхода на бифуркационное переключение. Тогда ветвь развития не будет тупиковой, а будет прогрессивной безо всяческих телеологических устремлений.

Считаем уместным привести обширную цитату из речи профессора Московского университета Н. А. Умова «Физико-механическая модель живой материи» (1901 г.): «...остановимся на новейшем определении живой материи, данном физико-химиком Освальдом. Живая материя есть самосохраняющийся и самоснабжающийся очаг стационарных или установившихся превращений энергии. Живую материю можно уподобить горящей лампе, которая сама добывает сжигаемое масло» [109].

Используя физические термины и образы, мы пытаемся уяснить для себя и для читателей некоторые понятия теории эволюции, чрезвычайно «размытые» множеством апологетов и критиков дарвиновской теории. Говоря об активной середе («горящей лампе») как двигателе эволюции, мы подразумеваем, что движущая сила эволюции, исходно почерпнутая из энергии Солнца, представляет собой ресурс, распределенный по популяциям, биоценозам и биосфере в целом. Как и в физических системах, биосфера подобно машине использует этот ресурс, преобразуя его в эволюционное движение. Однако, как и в физических машинах, *двигатель*, создавая движение, не придает ему должного направления. Направленное движение

по выделенным степеням свободы в машине создает движитель. Так, в паровозе паровой двигатель создает механическое движение и передает на шатунно-кривошипный механизм, который и устремляет вращающиеся колеса в нужном направлении. А железнодорожные стрелки являются собой те самые бифуркации, которые необратимо определяют дальнейший путь. Для вида — это выход на устойчивую или неустойчивую траекторию развития. Воистину, «Физико-механическая модель живой материи есть *стройность*» [109].

К важнейшим биологическим механизмам эволюции биосферы как активной среды следует отнести четыре составные части: естественный отбор, вертикальный перенос генов (закрепление генетического материала в поколениях), генетический дрейф или горизонтальный (латеральный) перенос генов, дивергенцию и конвергенцию — векторы биологической эволюции (см. рис. 5.18).

1. *Естественный отбор.*

Как считает наш известный микробиолог академик **Г. А. Заварзин**, устойчивое существование биосферы возможно только при условии относительной замкнутости биогеохимических циклов на уровне отдельных биосфер и биосферы в целом. В противном случае живые существа быстро израсходуют все ресурсы или отравятся продуктами собственной жизнедеятельности. Замкнутость циклов может быть обеспечена только сообществом из нескольких разных видов микроорганизмов, разделивших между собой биогеохимические функции в трофических цепях. При этом следует учитывать, что организм, способный в одиночку замкнуть круговорот, столь же невозможен, как и вечный двигатель. (Прекрасный образ!) Поэтому общим предком вида следует считать не сам вид, а полиморфное сообщество, в котором происходил активный обмен наследственным материалом между организмами. Биоразнообразие, симбиоз, разделение функций, информационный обмен — изначальные свойства земной жизни. Поэтому варибельность особей внутри популяции и одновременно ее относительная изолированность делают популяцию базовым звеном процесса естественного отбора.

В современном энциклопедическом словаре, как и в течение многих десятилетий, *естественным отбором* называется «процесс выживания и воспроизведения организмов, наиболее приспособленных к условиям среды, и гибели в ходе эволюции неприспособленных. Естественный отбор — следствие борьбы за существование; обуславливает относительную целесообразность строения и функций организмов; творческая роль естественного отбора выражается в преобразовании популяций, приводящем к появлению новых видов. Естественный отбор как основной движущий фактор исторического развития живой природы открыт Ч. Дарвином» [110].

Мысль о том, что виды могут изменяться под действием отбора, неоднократно высказывали разные учёные, начиная с античных времён, но первые представления о естественном отборе как движущей силе эволюции биосферы сложились в XIX в. Сначала идею отбора в ходе конкурентной

борьбы в начале XIX в. независимо выдвинули **У. Уэллс**, **П. Мэтью** и **Э. Блит**, однако широкое признание концепция естественного отбора получила в работах Ч. Дарвина и А. Уоллеса (1858), и в особенности после выхода в свет в 1859 г. книги Дарвина «Происхождение видов». Смысл идеи состоит в следующем: для формирования удачных комбинаций природе достаточно действовать наугад, создавая широкий спектр разнообразных форм, из которых выживают наиболее приспособленные; изменения должны происходить очень плавно, а спектр изменчивости непрерывен.

В начале XX в. распространилась теория «механического сита» **Г. де Фриза** (1903), согласно которой естественный отбор лишь сортирует уже имеющиеся варианты. Однако в большинстве случаев отбор не просто использует уже готовые варианты признаков (преадаптация), а создает условия для появления новых признаков (постадаптация). Если мы говорим о преадаптации организмов / групп организмов, то освоение ими качественно новой среды обитания возможно лишь при наличии особенностей, которые могли возникнуть только в прежней среде, и позволяют выжить в новых условиях. **И. И. Шмальгаузен** при разработке теории естественного отбора большое внимание уделял дифференциальной смертности вследствие элиминации — гибели отдельных особей или групп организмов (популяций, видов) в результате различных естественных причин (следует учитывать, что общая или независимая элиминация может не приводить к отбору). Тогда как **Дж. Гексли** (1942) различал два типа отбора — дифференциальное выживание и дифференциальное размножение, и эта тенденция имеет сторонников и в наше время (например, Футума, Э. Пианка). Отметим, что подобные узкие специализации не учитывают, что размножение и передача генов последующим поколениям — разные, но совместно идущие процессы. В 1958 г. **И. Лернер** пришел к выводу, что отбор есть дифференциальное воспроизведение генотипов, а его последователи уточнили и расширили это понятие.

Еще во времена освоения первобытными людьми жизненного пространства начался процесс искусственного отбора. В неолите, на основе частично естественного, а частично искусственного отбора сформировалась база современного видового состава культурных растений (например, более 4 тыс. сортов пшеницы произошли всего от двух диких предков — однозернянки и эйлера). В Европе еще 2–3 тыс. лет назад была приручена медоносная пчела — одно из немногих одомашненных насекомых. К середине XIX в. насчитывалось несколько сотен пород крупного рогатого скота, которые произошли от нескольких видов диких животных. Все перечисленные примеры — результат целенаправленной деятельности человека, которую Ч. Дарвин и назвал искусственным отбором и определил условия повышения эффективности искусственного отбора как высокую степень изменчивости организмов, большую численность и изоляцию подвергаемых отбору особей.

Одним из столпов теории искусственного отбора считается **Н. И. Вавилов**. Его учение о центрах происхождения культурных растений сформировалось на основе идей Ч. Дарвина о существовании географических

центров происхождения биологических видов. Если ранее считалось, что основными очагами древних земледельческих культур являются долины рек Тигра, Евфрата, Ганга, Нила и других крупных рек, то Вавилов показал, что почти все культурные растения появились в горных районах тропиков, субтропиков и умеренного пояса и выделял 7 основных географических центров происхождения культурных растений. Теория происхождения культурных растений сцеплена с учением Вавилова об иммунитете растений, положившим начало изучению генетической природы иммунитета. Согласно этой теории, если в результате эволюции растения приобретают устойчивость к патогенам, то и патогены, в свою очередь, приобретают способность поражать устойчивые сорта в результате гибридизации, мутаций или гетерокариозиса (разноядерности) и других процессов, т. е. в результате формирования новых видов [111].

Широко применяемое в искусственном отборе понятие «гомологических рядов» в наследственной изменчивости было введено Н. И. Вавиловым в ходе исследования параллелизмов в явлениях наследственной изменчивости по аналогии с гомологическими рядами органических соединений. Первая (1920) формулировка закона включала в себя три закономерности [111]:

- тождество рядов морфологических и физиологических свойств, характеризующих разновидности и расы у близких генетических линий — совокупности родственных форм полиморфного биологического вида;
- параллелизм рядов видовой генотипической изменчивости (чем ближе генетически виды, тем резче и точнее проявляется тождество рядов морфологических и физиологических признаков);
- генетически близкие таксоны проявляют тождества в рядах генотипической изменчивости.

«...Естественный отбор выбирает лучшее из существующих доступных альтернатив. Природа не обладает даром предвидения, чтобы соединить последовательность мутаций, которые могут причинять временные неудобства, но выводят линию развития на дорогу к окончательному глобальному превосходству. Она не может воздержаться от одобрения слегка выгодных доступных мутаций сейчас, чтобы оставить пространство для превосходящих мутаций, которые могут появиться позже. Как и река, естественный отбор вслепую мелиоризирует свой путь вниз успешными линиями именно сейчас доступного пути наименьшего сопротивления... Лучшим проектом будет тот, который удовлетворяет (!) критерию функциональности при минимальной стоимости» [80]. Иными словами, естественный отбор представляет собой биологическую оптимизацию структуры и функций организмов на пути временных компромиссов между необходимостью и затратами.

В результате естественного отбора эволюционирует генотип, тогда как фенотип является мишенью воздействия внутренних и внешних факторов,

внутривидовых и межвидовых конкурентных и симбиотических взаимодействий. Образующийся фенотипом и генотипом цикл составляет колебательную систему, которая стремится к устойчивому аттрактору, а неустойчивые траектории отфильтровываются естественным отбором в ходе прогрессивной эволюции вида.

Существующие теории естественного отбора, как правило, делают акцент на одном из двух элементов рассматриваемого цикла. Попробуем рассмотреть типы отбора с точки зрения взаимосвязи генотипа и фенотипа как эволюционной стратегии отбора.

Типы отбора.

Отбор может проявляться на всех уровнях иерархической структуры живого мира: генотип — организм — таксоны. «И на любом уровне самовоспроизводящаяся популяция, если она обладает генетической изменчивостью, способна претерпевать систематические изменения относительных частот составляющих её альтернативных типов» — пишет Грант [49].

В настоящее время выделено около двух десятков типов естественного отбора. С. С. Шварц утверждал, что «все... формы отбора отличаются друг от друга по результатам, а не по характеру действия» [112]. Одним из таких результатов является деление всех типов отбора на положительный и отрицательный (отсекающий).

Положительный отбор увеличивает в популяции число особей, которые характеризуются признаками, повышающими жизнеспособность вида в целом. Например: появление хищников, превосходящих своими «умственными способностями» многих других теплокровных, или появление крокодилов, обладающих четырёхкамерным сердцем и способных жить как на земле, так и в воде; «отбор на социальность» популяций, в которых более развита «взаимопомощь». А отсекающий отбор выбраковывает из популяции особей, несущих признаки, резко снижающие жизнеспособность в данных условиях среды, а также особей с генетическими отклонениями от нормы.

В зависимости от наличия и взаимодействия определенных механизмов в отборе принято выделять шесть основных типов: направленный, стабилизирующий, дестабилизирующий, дизруптивный, половой и катастрофический.

Направленный (движущий или прогрессивный отбор) как ответная реакция на изменения условий обитания вызывает направленное в одну сторону изменение генетического состава популяции. Этот тип отбора был описан еще Дарвином и Уоллесом. В этом случае получают преимущества особи с признаками, которые отклоняются от среднего значения, а иные вариации признака подвергаются отрицательному отбору. Если внешняя среда меняется постоянно и в определенном направлении, то естественный отбор меняет генетическую структуру популяции таким образом,

чтобы ее приспособленность в этих меняющихся условиях оставалась максимальной. При этом меняются частоты отдельных аллелей в популяции и средние значения приспособительных признаков в популяциях. Направленный отбор сохраняет наследственные изменения в определенном направлении, перемещая соответственно и норму реакции организмов (например, при освоении почвы как среды обитания у различных неродственных групп животных их конечности превратились в роющие).

Множество рыбок, живущих в низовьях рек и в прудах на о. Три니다д, гибнет в зубах хищных рыб, а в верховьях хищников мало, поэтому группы погибает значительно меньше. Эти различия в среде обитания привели к тому, что обе разновидности гуппий эволюционировали в разных направлениях: обитающие в низовьях начали размножаться в более раннем возрасте, и потому количество мальков резко возросло. Конечно, это не прибавило им шансов на выживание, но, учитывая возросшую общую численность, многие из них успевают дожить до половозрелого возраста. В противоположность им, «верховые» гуппии достигают половой зрелости позже, следовательно, их плодовитость ниже, но потомки стали крупнее. Через 11 лет после перемещения «низовых» рыбок в верховья реки они стали значительно крупнее, вступали в размножение позже и производили меньшее количество, но более крупных потомков.

Пожалуй, самой любопытной иллюстрацией направленного отбора служит история формирования трихроматического цветового зрения. Виды животных, у которых в результате эволюции развилось цветовое зрение, приобрели определенные биологические преимущества, позволяющие воспринимать не только границы объектов, но и дифференцировать их по цвету, т. е. получать дополнительный источник информации.

Тот факт, что цвет светового луча определяется его длиной волны, был отмечен еще в XVII в. в одном из первых фундаментальных трудов по цветовому зрению — трактате И. Ньютона «Оптика». Ньютон доказал, что при пропускании через призму тонкого бесцветного луча, содержащего все длины волн видимой части спектра, происходит его преломление и расщепление на несколько лучей, каждый из которых характеризуется определенной длиной волны, и коротковолновые лучи преломляются в большей степени, чем длинноволновые. В настоящее время существует две теории цветового зрения. Начала трёхкомпонентной были изложены в 1756 г. **М. В. Ломоносовым** в трактате «О происхождении света». В дальнейшем (в начале XIX в.) эта теория была разработана **Т. Юнгом** и **Г. Гельмгольцем**. Суть этой теории основана на наличии в сетчатке 3-х основных типов рецепторов — красного (R), зелёного (G) и синего (B). Однако избирательность этих рецепторов относительна, поскольку имеет место частичное перекрытие цветовой чувствительности рецепторов всех трех типов.

Параллельно существует теория цветового зрения **Э. Геринга**, которую развили **Д. Хьюбел** и **Т. Визел** (Нобелевская премия 1981 г.). Согласно

этой теории, в мозг поступает информация не о триптихе R-G-B, а о разнице между белым (Y_{\max}) и чёрным (Y_{\min}), зелёным и красным ($G - R$), синим и жёлтым ($B - \text{yellow}$) цветами, где жёлтый цвет есть сумма красного и зелёного цветов ($\text{yellow} = R + G$). Эта теория, в целом, лучше объясняет одинаковое восприятие организмом цвета при разной освещенности объекта. В настоящее время предполагается, что на уровне сетчатки действует трёхкомпонентная теория, информация обрабатывается, и в мозг поступают данные в соответствии с оппонентной теорией [113].

До выхода на сушу зрение позвоночных было тетрахроматическим, т. е. основанным на 4-х опсинах — светочувствительных белках колбочек, которые способны «настраиваться» на разную длину волны. В зависимости от ключевых аминокислот в молекуле опсина, белок избирательно реагирует на световые волны той или иной длины. Эта система в ходе стабилизирующего отбора сохранилась у многих наземных позвоночных, включая птиц, но у большинства млекопитающих из четырех опсинов, имевшихся у древних позвоночных, сохранилось только два, что дало дихроматическое зрение. У глубоководных организмов выработалась способность к биолюминесценции за счет окисления сложных органических соединений.

Предположительно, утрата приматами двух опсинов была связана с переходом их предков к ночному и сумеречному образу жизни (в конце триасового – начале юрского периода до вымирания динозавров) и объясняется конкуренцией между наземными позвоночными. Существенную роль в формировании трихроматического зрения у приматов сыграла генетическая изоляция, которая началась порядка 150 млн лет назад в результате отделения Южной Америки от Африки, и закончилась 40 млн лет назад. Дальнейшая эволюция двух ветвей наших предков происходила в разных условиях, и направленный отбор основывался на необходимости восприятия ими светового излучения в характерном для каждой территории спектре [113]. У общего предка приматов Старого Света, который жил 30–40 млн лет назад, в результате фиксации 3-х мутаций (аминокислотных замен) один из 2-х сохранившихся опсиновых генов подвергся дупликации, и зрение стало трихроматическим. Параллельно сформировалось цветное зрение у некоторых приматов Нового Света: недостающий 3-й опсин возник как аллельный вариант одного из двух старых опсиновых генов [114]. Трихроматическое цветовое зрение дало приматам существенные преимущества перед обладателями дихроматического зрения, поскольку цветовая раскраска позволяла комплексно оценивать окружающий мир.

Гены, отвечающие за цветовое зрение, располагаются в X-хромосоме, поэтому красно-зеленая цветовая недостаточность (дальтонизм) у особей мужского пола, имеющих набор половых хромосом XY, встречается в 20 раз чаще, чем у особей женского, и передается только по линии матери. У мужчин дефект в X-хромосоме не компенсируется, так как она единственная, а для проявления дефекта зрения у женщин необходимо очень редкое сочета-

ние — наличие мутации в обеих X-хромосомах. Проявление дальтонизма этого вида связано с нарушением синтеза одного или нескольких светочувствительных пигментов в зрительных рецепторах колбочек.

Анализ показал, что чувствительный к коротковолновой части спектра S-пигмент имеет отдаленное сродство к чувствительным к длинным волнам M- и L-пигментам. (А у некоторых женщин в сетчатке глаза отмечено содержание 4-х пигментов, вместо положенных 3-х) [113]. У многих позвоночных есть гены, которые по структуре сходны с геном S-пигмента человека, следовательно, этот пигмент имеет очень древние корни. M- и L-пигменты также широко распространены у позвоночных, но среди млекопитающих они встречаются лишь у некоторых видов приматов, что говорит о более близком к нам (во временном интервале) появлении этого признака. У млекопитающих, не относящихся к приматам, существует только один пигмент, чувствительный к длинноволновому спектру, и он сходен с аналогичными пигментами приматов не только структурно-функционально, но и его ген(ы) расположен также в X-хромосоме. А поскольку это так, возможно у них общее происхождение [113].

Параллельно с утратой генов, отвечающих за цветное зрение, у древних млекопитающих в результате многочисленных дупликаций исходного небольшого набора резко возросло количество генов обонятельных рецепторов. Первый ген был потерян на ранних этапах становления млекопитающих, а второй — на ранних этапах эволюции териевых (высший подкласс млекопитающих, объединяющий сумчатых и плацентарных). Так, восстановление цветного зрения у обезьян Старого Света сопровождалось утратой значительной части обонятельных генов (или превращением их в «молчащие» гены) [114]. Очевидно, что процесс развития зрения и обоняния происходил в противофазе — действовал компенсаторный принцип, свойственный устойчивому развитию вида.

В стабильных условиях существования естественный отбор продолжает действовать, но уже в форме стабилизирующего отбора.

Стабилизирующий отбор заключается в том, что в стабильной среде подавляются генотипы особей с крайними отклонениями признаков (например, слишком большие или слишком маленькие размеры всего организма или его частей). Таким образом, сохраняются приспособленные генотипы, а неприспособленные уничтожаются, подобно тому, как это происходит в процессах адаптации — отсекаются особи с большими отклонениями от среднего значения. (Понятие стабилизирующего отбора ввел **И. И. Шмальгаузен**.) Но стабильность условий не означает их полной неизменности. Например, стабилизирующий отбор адаптирует популяции к сезонным изменениям: в определенные периоды, когда пищевые ресурсы максимальны, проходят циклы размножения, а отклонения от выработанного в ходе эволюции оптимального цикла устраняются. Но в последние годы мы

часто наблюдаем многочисленные и кратковременные флуктуации температуры. В результате организмы, неадекватно «оценившие» ситуацию, рискуют остаться без потомства или даже погибнуть. И. И. Шмальгаузен показал, что подобные адаптации универсально возникают в результате стабилизирующего отбора [115].

Как мы уже упоминали, в целях стабилизации популяций отбор по множеству признаков идет в пользу их средних значений. Казалось бы, наибольший вклад в генофонд следующего поколения должны вносить особи с максимальной плодовитостью. Однако многочисленные наблюдения показывают, что чем больше потомство, тем труднее его выкормить, поэтому наиболее приспособленными оказываются особи со средней плодовитостью на уровне популяций. Так, у млекопитающих новорождённые с очень малым или очень большим весом чаще погибают при рождении или в первые недели жизни, чем новорождённые со средним весом. То есть генетическая изменчивость популяции имеет нормальное распределение — по каждому изменчивому признаку основная масса особей группируется вблизи среднего значения этого признака для данной популяции. Крайние значения признака наблюдаются лишь у немногочисленных особей, и под действием стабилизирующего отбора эти особи, находящиеся на краях кривой нормального распределения, элиминируются из поколения в поколение. А при направленном отборе происходит элиминация крайних генетических вариантов на одной стороне кривой, в результате чего значение средней в ряду последовательных поколений смещается.

Стабилизирующий отбор — наиболее типичный тип отбора в естественных условиях. Классическим примером движущего отбора является индустриальный меланизм английских бабочек. Окраска крыльев этой бабочки имитирует окраску покрытой лишайниками коры деревьев, на которых она проводит светлое время суток. Однако с началом индустриальной революции в Англии это приспособление стало терять свое значение. Загрязнение атмосферы привело к массовой гибели лишайников и потемнению стволов деревьев. Светлые бабочки на темном фоне стали легко заметны для птиц, и, начиная с середины XIX в., в популяциях березовой пяденицы стали появляться мутантные темные (меланистические) формы бабочек, частота которых быстро возрастала. К концу XIX в. некоторые городские популяции березовой пяденицы почти целиком состояли из темных форм, а в сельских популяциях по-прежнему преобладали светлые формы. А во второй половине XX в. частота темных форм бабочек в городских популяциях начала снижаться, и в настоящее время они почти столь же редки, как и до начала индустриальной революции. Но в ходе естественного отбора взаимодействуют все типы отбора. Роль стабилизирующего отбора в популяциях этой бабочки заключается в следующем. Если направленный отбор действует при изменении факторов среды (в данном случае при воздействии на популяции бабочек загрязненной атмосферы

ры), то в стабильных условиях наступает черед стабилизирующего отбора. До развития промышленности он элиминировал из популяции «меланистов», на следующем этапе — стал устранять появляющиеся время от времени светлые варианты, а после стабильного улучшения атмосферы — вновь «меланистов». Таким образом, стабилизирующий отбор сохраняет то состояние популяции, которое обеспечивает ее максимальную приспособленность в стабильных условиях обитания.

Причина появления малоприспособленных форм в стабильных условиях заключается не только в постоянном возникновении новых мутаций, но и в том, что часто более приспособленными оказываются гетерозиготные генотипы, которые при скрещивании дают расщепление, и тогда появляются гомозиготные потомки со сниженной приспособленностью. Это явление получило название сбалансированного полиморфизма. Мы уже рассматривали в качестве полиморфизма распространение серповидно-клеточной анемии. Это тяжелое заболевание крови возникает у людей гомозиготных по мутантному аллелю гемоглобина (Hb^S), и в большинстве человеческих популяций частота этого аллеля очень низкая. Однако этот аллель довольно часто встречается в тех районах мира, где распространена малярия, потому что гетерозиготы по Hb^S имеют более высокую устойчивость к малярии, чем гомозиготы по нормальному аллелю. В результате, в популяциях, живущих в малярийных районах, путем накопления стабильно поддерживается гетерозиготность по данному летальному в гомозиготе аллелю. Первым эту особенность стабилизирующего отбора накапливать изменчивость отметил И. И. Шмальгаузен. Он показал, что, даже оставаясь фенотипически постоянной, популяция не перестает эволюционировать, поскольку её генетический состав постоянно меняется. Стабилизирующий отбор, отменяя отклонения от нормы, обеспечивает устойчивое функционирование организмов в широком спектре привычных для вида колебаний внешних условий [115].

Часто в научной литературе можно встретить выделение в отдельный тип уравнивающего отбора как отбора, благоприятствующего гетерозиготам. Таким превосходством над гомозиготами могут обладать генотипы, гетерозиготные по единичному гену или по целому блоку генов. В этом случае не происходит полного закрепления или элиминации альтернативных аллелей или блоков генов, а единицей, благоприятствующей отбору, в данном случае оказывается гетерозиготная пара аллелей или сочетание генов. Сбалансированный полиморфизм, основанный на превосходстве гетерозигот, среди животных наблюдается, например, у прямкрылых, кур, мышей, человека и разных видов дрозофилы; среди растений оно обнаружено у кукурузы (*Zea mays*), ячменя (*Hordeum sativum*), *Arabidopsis* и *Oenothera* [49].

Диструптивный (разрывающий) отбор действует при наличии в популяции двух и более благоприятных фенотипов. Если под действием стабилизирующего отбора преимуществом обладают особи со средним про-

явлением признаков, движущего — одна из крайних форм, то дизруптивного — обе крайние формы, характеризующиеся бимодальным распределением свойств и их проявлений. То есть эта форма естественного отбора, благоприятствуя крайним вариантам изменчивости, тем самым способствует возникновению и поддержанию полиморфизма популяций.

В определенных ситуациях дизруптивный отбор может приводить к образованию экологически обособленных популяций внутри вида, а затем и к видообразованию. Эффективность дизруптивного отбора установлена достаточно хорошо в экспериментальных условиях (например, в экспериментах с дрозофилами). Но о его роли в естественных условиях в настоящее время нельзя говорить как о бесспорном факте. Тем не менее рассмотрим упомянутые в литературе примеры его возможного действия [49].

Хорошо дифференцированные полиморфные группы обладают явным селективным преимуществом по сравнению со слабо дифференцированными. Например, половой диморфизм: самки и самцы с хорошо дифференцированными вторичными половыми признаками спариваются и размножаются более успешно, чем промежуточные типы. Тот же принцип «работает» для популяции растений, ветви которой занимают в ареале субниши, различающиеся экологически (по типу почвы, рельефу местности и т. д.), способны к свободному скрещиванию, но нередко склонны к дифференциации адаптивных механизмов. В этом случае с большой долей уверенности можно говорить о дизруптивном отборе как о главном регулирующем факторе. Самки североамериканской бабочки *Colias eurytheme* полиморфны по окраске крыльев: встречаются самки с оранжевыми и самки с белыми крыльями. И этот полиморфизм обусловлен единичным геном. В середине лета пики активности у белой и оранжевой форм наблюдаются в разное время дня: белая форма более активна рано утром и после полудня, а оранжевая форма — в полдень. Кроме того, у этих форм отмечена изменчивость частоты в зависимости от сезона года: осенью, с понижением температуры, возрастает частота белой формы, а летом — оранжевой. Это наводит на мысль, что полиморфизм окраски у данного вида способствует расширению диапазона температуры и влажности, т. е. способствует продолжительности активного для популяции сезона. Но возможно, что в этом случае вначале действует направляющий отбор, а затем стабилизирующий (вспомним «меланистов»).

Дестабилизирующий отбор можно определить как процесс, обратный стабилизирующему отбору, в ходе которого преимущество получают мутации с более широкой нормой реакции. Как мы отмечали, стабилизирующий отбор сужает норму реакции. Признаки организмов развиваются в результате взаимодействия генотипа и среды через фенотип. Наследуется не признак как таковой, а способность организма (его генотипа) в результате взаимодействия с условиями среды давать определенный фено-

тип. Однако в природе нередки случаи, когда экологическая ниша таксона со временем может расширяться. В этом случае селективное преимущество получают особи и популяции с более широкой нормой реакции, сохраняющие то же среднее значение признака. Эта форма естественного отбора была впервые описана американским эволюционистом **Дж. Г. Симпсоном** под названием центрбежного отбора, а термин «дестабилизирующий отбор» был предложен **Н. Н. Воронцовым**.

Так, популяции озерных лягушек, живущие в прудах с неодинаковой освещенностью, чередованием заросших участков с открытой водой, характеризуются широким диапазоном изменчивости окраски. Это результат дестабилизирующего отбора. А в водоемах с одинаковой освещенностью и открытой поверхностью или полностью заросших диапазон изменчивости окраски лягушек узок — это результат действия стабилизирующего отбора. Пример показывает, как дестабилизирующий отбор ведет к расширению нормы реакции.

Половой отбор — форма естественного отбора, определяющая возникновение в процессе эволюции вторичных половых признаков. Ч. Дарвин впервые описал этот феномен, назвав его половым отбором, в «Происхождении видов», а затем подробно проанализировал в книге «Происхождение человека и половой отбор». Он считал, что «эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола». (Факторы, способствующие половому отбору, подробно рассмотрены в разделе 5.2.)

Гипотеза *катастрофического отбора* возникла в результате исследования изолированных популяций при появлении географических барьеров или при активной миграции вида/популяции за пределы занимаемого им ареала. **Э. Майр** высказал предположение, что в периферических изолятах могут в некоторых случаях происходить достаточно быстрые и резкие изменения генофонда, приводящие к эволюционным изменениям значительного масштаба — «генетической революции» [26]. А основную причину столь резких качественных и количественных изменений видел в несбалансированности давления отбора: чем меньше численность популяции, тем значительнее давление отбора. К этому мы можем добавить, что в самом общем случае уменьшение численности популяции и сужение ареала соответствуют переходу от распределенной активной среды к сосредоточенной. При сохранении потока энергии увеличивается плотность этого потока и вероятность «революционных» флуктуаций.

Гипотеза «генетической революции» Э. Майра была подтверждена анализом последствий действия на популяции катастрофического отбора,

элиминирующего большинство особей. (Кстатати, проявления катастрофического отбора часто бывают сходны с необычными для данного вида экстремальными условиями обитания популяции на периферии ареала вида.) Выживают лишь особи, обладающие наиболее высокой фенотипической устойчивостью. После возвращения условий к норме численность популяции может восстановиться, но ее генофонд будет существенно отличаться от исходного. То есть в результате скоротечного отбора побеждает оптимальный в данных условиях фенотип — «основатель» новой популяции. Так, во время засухи выживают немногочисленные наиболее устойчивые генотипы, и новая популяция обладает повышенной засухоустойчивостью, что позволяет ей проникнуть в более аридные биотопы.

Надпороговые флуктуации вызывают скачкообразные переходы — качественное изменение адаптивной нормы популяций/видов в течение жизни немногочисленных поколений. Возвращаясь мыслью к линейным и нелинейным системам, мы можем сказать, что линейной области соответствует стационарное состояние таксонов и биоценозов. Процесс же эволюционной изменчивости характерен для нелинейной области, причем степени нелинейности соответствует качественное состояние системы — эволюционное или революционное. И каждому состоянию соответствуют также свои механизмы — адаптационные в линейной и мутационные в нелинейной области.

Исследования **Ж. Л. Кювье** в области зоологии привели его к формулированию глобальной теории катастроф, согласно которой каждому геологическому периоду соответствовали свои фауна и флора, и заканчивались эти периоды качественным переворотом — гибелью всего живого и возникновением нового органического мира [116]. Тем не менее археи и многие бактериальные виды пережили все геобиофизические катастрофы. Как будто бы Природа сохраняла стабильную базу для всех последующих возрождений. В 1-й половине XX в. эта теория частично возродилась в форме неокатастрофизма — представления об одновременных на всей планете фазах складчатости и горообразования, прерывающих длительные эпохи относительного покоя и медленной эволюции коры.

Групповой отбор. Образной дилемме яйца и курицы соответствует ключевая проблема первичности эволюционного отбора — через индивидуальный геном или группу организмов.

До недавнего времени считалось, что эусоциальность — наивысший уровень социальной организации животных, при которой во взрослой части популяции есть каста размножающихся особей и обслуживающая ее неразмножающаяся каста — может возникнуть только как проявление кин-отбора (родственного отбора). Термин «эусоциальность» был впервые предложен в 1966 г. **С. Батрой** и уточнен в 1971 г. **Э. Уилсоном** [117]. Более широкое определение эусоциальности учитывает и внеродственные связи, присущие общественной группе организмов. Кстати, древнейший

представитель эусоциальной организации обнаружен среди вымершего вида тараканов мезозойской эры [118]. Явление эусоциальности включает морфологические и поведенческие изменения, формирующиеся на основе симбиоза и альтруизма как высшей формы проявления социальности.

Важным этапом в изучении эусоциальности стали работы **Дж. Холдейна**, который еще в 50-е гг. XX в. предположил, что возникновение родственной формы эусоциальности базируется на взаимопомощи близких родственников, имеющих много общих генов с альтруистом. Поэтому забота о родственниках выливается в заботу о передаче следующим поколениям и собственных генов. Позднее идея кин-отбора была разработана крупнейшим теоретиком-эволюционистом второй половины XX в. **У. Гамильтоном** и популярно изложена **Р. Доккинзом**, автором концепции «эгоистичного гена» [119].

Согласно Доккинзу, ответственность за «правильный» отбор взяли на себя наследуемые гены, которые создают «машины выживания» — организмы, побуждают их заниматься самокопированием, искать оптимальных для размножения партнеров и заботиться о потомстве — новых «машинах выживания». При этом гены «безразличны», поскольку участки молекулы ДНК лишь участвуют в тех или иных химических реакциях. И «альтруистические» гены должны были бы исчезнуть из популяции, как снижающие приспособленность отдельной особи. Но для прогрессивной эволюции важно не выживание отдельных особей, а наследование генов [119]. Кин-отбор объединяет и родительскую (ген родителя спасает собственные копии в детях), и родственную «любовь» (общие гены). Эффективность кин-отбора, определяемая степенью родства между альтруистом и его объектом, а также выгодой и ущербом родственникам вследствие поведения альтруиста, была математически смоделирована У. Гамильтоном. Например, альтруизм должен быть выгоден, если выигрыш, получаемый родными братьями или сестрами, хотя бы в 2 раза больше, чем затраты альтруиста, а для двоюродных братьев — в 8 раз. Гены, ответственные за альтруизм у общественных насекомых, могут легко распространяться благодаря наличию «гаплоидно-диплоидного» механизма: самцы, развивающиеся из неоплодотворенных яиц, содержат гаплоидный (одинарный) набор хромосом, а самки всегда диплоидны (содержат двойной набор хромосом). В результате дочери наследуют от отца 100 % генов, от матери — 50 %, а сестры — $\frac{3}{4}$ генов. Таким образом, у рабочих пчел общими будут 75 % генов, поэтому, помогая сестре стать пчелиной маткой, рабочая пчела передаст следующему поколению больше генов, чем могла бы, если бы сама завела потомство.

Но оказалось, что наличие гапло-диплоидного механизма определения пола само по себе не гарантирует развития социума: известны десятки тысяч видов перепончатокрылых — обладателей данного механизма, но существующих вне эусоциальности. В то же время эусоциальность свойственна представителям и других групп животных, у которых все особи

диплоидны и у которых нет гапло-диплоидного механизма определения пола — термитам, некоторым жукам и креветкам, и даже одному виду млекопитающих — голому землекопу.

Э. Уилсон, основатель социобиологии — науки о биологических основах социального поведения, также считает, что поведение (крайними формами которого являются альтруизм и эгоизм) всех организмов во многом определяется генами (именно он использовал термин «генетический поводок»), но в основе эволюции лежит групповой отбор [120]. Альтруистическое поведение наблюдается у всех видов животных и ориентировано, в первую очередь, на принадлежность к общей социальной группе, хотя нельзя исключать общность внешних характеристик, таких как цвет, запах. (Следует отметить, что известны многочисленные случаи альтруистического поведения по отношению к представителям иных таксонов: дельфины, спасающие людей, мыши, воспитанные кошками, и др. Некоторые биологи объясняют подобные истории ошибкой генетических программ.) Докинз определял эту общность как «эффект альтруизма к зеленой бороде». Но, во-первых, обладателем «зеленой бороды» может оказаться «чужак», а во-вторых, родственники могут обладать «бородами» разных цветов. Например, у самцов ящериц *Uta stansburiana* горлышко может быть окрашено в синий, оранжевый или желтый цвет. И геном «альтруизма» обладают только самцы с синим горлышком, самцы с оранжевым горлышком склонны к агрессии, а с желтым — к хитрости (суть в том, что гены, контролирующие цвет подбородка и другие поведенческие гены, не сцеплены, а расположены в разных участках генома) [121]. Но именно наличие групп с разными поведенческими нормами создает синергетический эффект устойчивости и позволяет популяции устойчиво эволюционировать. Согласно **Дж. М. Смит**у, предложившему математические модели эволюционных стратегий на основе группового альтруизма (подобные вышерассмотренной модели У. Гамильтона), «эволюционно стабильная стратегия» способствует процветанию группы организмов, в которой могут сосуществовать несколько разных поведенческих стратегий [121]. При этом альтруизм «поощряется» эволюцией, если он способствует сохранению в популяции большего числа копий гена, чем эгоизм.

Ч. Дарвин в «Происхождении человека» писал: «Хотя высокие нравственные нормы дают мало преимущества индивиду и его потомству или вовсе не дают его по сравнению с другими людьми того же племени... развитие высоких моральных стандартов, несомненно, дает огромное преимущество одному племени над другим». И объяснял это распространением в популяции альтруистических признаков под действием группового отбора: группы альтруистов получают преимущества над группами эгоистов, что способствует увеличению их численности и распространению гена альтруизма. Э. Уилсон подтвердил это в ходе своих исследований: колониальные перепончатокрылые в видовом отношении составляют

2 % от биоразнообразия насекомых тропического леса, но по биомассе на долю этих общественных насекомых приходится 3/4 [120]. Однако в середине XX в. стала доминировать теория генного отбора, чему способствовало развитие молекулярной генетики. К тому же групповой отбор сложнее моделировать (множество взаимосвязанных факторов внутри организменной группы и в среде обитания, межгрупповые взаимодействия, необходимость учитывать не только время, но и пространство).

Э. Уилсон ввел понятие *major transition*, суть которого состоит в том, что для социумов животных на определенном этапе развития характерно качественное изменение — индивидуальный отбор уступает место межгрупповому (конкуренция между особями уступает место кооперации, высшая форма проявления которой — альтруизм). Именно таким многоступенчатым путем одиночные перепончатокрылые, осы и муравьи переходят к общественному образу жизни: у пчел *Braunsapis sauteriella* матка откладывает яички в полых стеблях растений, а о личинках заботятся «отказавшиеся» от размножения рабочие пчелы. Как пишет Уилсон: «Один маленький шаг пчелы, большой шаг всех перепончатокрылых» [120].

Переход к альтруистическому поведению может быть обусловлен как на уровне фенотипа (питание определяет, станет ли самка-личинка рабочей пчелой или королевой), так и на уровне генотипа (косвенные данные, основанные на изучении близнецов, указывают на то, что «гены альтруизма» у приматов действительно существуют. Уилсон полагал, что подобный качественный скачок мог иметь место при появлении многоклеточных. А Рейни увидел прообраз первого многоклеточного в бактериальных матах — микробных сообществах прокариот, располагающихся на дне водоемов или в их прибрежной зоне и разделенных на две касты — синтезирующих целлюлозу для нужд колонии и занятых только размножением [123].

В архейскую и протерозойскую эры именно бактериальные маты были основной формой жизни, а в некоторых экстремальных местах обитания они сохранились и по сей день [124]. Бактериальный мат похож на многослойный коврик. Верхний слой образуют фотосинтезирующие бактерии (обычно цианобактерии), которые выделяют кислород и производят органику. Ниже расположен слой, образуемый пурпурными бактериями (фотосенситами, которые используют при фотосинтезе в качестве донора электрона не воду, а сероводород и выделяют не кислород, а серу и сульфаты) и аэробными гетеротрофными бактериями (использующими кислород для разложения органики, благодаря чему кислород практически отсутствует в нижнем анаэробном слое бактериального мата). Анаэробный слой черного цвета населен, например, бродильщиками, вызывающими ферментативное разложение (брожение) органики в отсутствие кислорода. Побочным продуктом обмена веществ бродильщиков является молекулярный водород, который сульфат-редукторы — другие обитатели аэробного слоя — используют для восстановления сульфатов, выделенных пурпур-

ными бактериями. В результате образуется сероводород, необходимый пурпурным бактериям. Получается замкнутый химический цикл, в котором участвуют как минимум три разные группы микроорганизмов.

Клетки, не занятые строительством мата, могли взять на себя роль половых клеток, которые способны дать начало новым колониям. А строители мата — роль соматических клеток, обеспечивающих рост «тела» колонии и, следовательно, процветание половых клеток и всей колонии. Но при этом разница между «соматическими» и «половыми» клетками должна быть ненаследуемой: генетически они должны быть одинаковы, а различия в «поведении» будут относиться к сфере модификационной изменчивости. Допустим, некая свободная от заданной программы клетка была способна при делении произвести на свет одну соматическую клетку, а новая половая клетка появлялась на свет не чаще, чем раз в 16 делений. Пока «эгоистов» мало, они полезны для колонии, вреден только их переизбыток. На этом этапе групповой отбор опять сменится индивидуальным, потому что группа станет «сверхорганизмом» [124].

Недавно была предложена новая теория, согласно которой эусоциальность может появиться и при кооперации неродственных особей, в соответствии с которой становление эусоциальности проходит несколько этапов [125]:

1. Формирование в популяции групп особей, которые обитают на ограниченной территории и связаны кооперацией. У большинства эусоциальных животных формирование группы начинается с одной оплодотворенной самки (перепончатокрылые) или пары половозрелых особей. А поскольку родство есть скорее следствие, а не причина эусоциальности, на начальных этапах родство не обязательно.
2. Накопление признаков в ходе естественного отбора, действующего на уровне отдельных особей (а не групп), которые делают переход к общественному образу жизни более вероятным. Примером служит забота о будущем обеспечении потомков у перепончатокрылых (постройка гнезда, доставка корма, откладка яйца, охрана личинки, кормление).
3. Появление посредством мутации или рекомбинации специальных генов, ответственных за всю группу. У «преадаптированных» перепончатокрылых достаточно одной мутации, которая отменила бы предыдущую команду (например, половозрелая самка и ее подросшие потомки должны оставаться в старом гнезде, отказавшись от расселения).
4. Появление принципиально новых признаков, возникающих в результате взаимодействия особей в колонии, которые становятся объектами группового отбора. В этом случае колония рассматривается как «сверхорганизм». У наиболее продвинутых эусоциальных видов отбор может менять жизненный цикл и систему каст.

Таким образом, гены социальных взаимодействий проявляются только на уровне группы.

Единицей естественного отбора является ген, а мишенью отбора — особь и социальная группа. Поэтому имеет смысл говорить о многоуровневом отборе — и на уровне особей, и на уровне популяций. Таким образом, общее направление эволюции социальных групп определяется как сумма векторов этих отборов, возможно, разнонаправленных. В итоге отбор направлен на оптимальное развитие группы как выход вида на устойчивую траекторию прогрессивной эволюции. В сущности же мы вновь встречаемся с примером диалектического единства связанных обратными связями генетического и популяционного уровней в эволюционном развитии вида.

Механизмы отбора

Основным механизмом естественного отбора являются наследуемые изменения генома — мутации и их комбинации.

Мутации — это наследуемые изменения генотипа, происходящие под влиянием внешних и/или внутренних факторов. Мутации есть универсальное свойство всех форм жизни, основанное на наследственной изменчивости в живой природе. Неустойчивыми оказываются мутации, которые выбраковываются из популяции вместе с неспособными к адаптации особями.

Возникновение наследственных изменений отмечалось многими учёными ещё в XVIII–XIX вв., но углублённое изучение мутаций началось лишь с зарождением молекулярной генетики в начале XX в. Основы восприятия мутаций как важнейшего фактора эволюции в ходе отбора были заложены в 20-е гг. XX в. основателями эволюционной генетики — **С. С. Четвериковым, Дж. Холдейном, Р. Фишером и С. Райтом.**

В дарвиновской теории эволюции сформулировано фундаментальное представление о ненаправленной изменчивости как основе отбора и эволюции, а в классической генетике преобладает представление о случайном характере мутаций. При этом в классической генетике и эволюционной теории вопрос о существовании пределов изменчивости почти не рассматривался. Оценки размеров последовательностей генов отдельных белков (до 10^3 мономеров) и геномов (до 10^7 у прокариот и 10^{10} — у эукариот) породили множество вопросов, поскольку уже цепочка белка длиной в 100 мономеров при 20 типах канонических аминокислот способна иметь порядка 10^{130} вариантов. Кроме того, на каждом этапе имеют место нейтральные мутации.

Естественным путем для разрешения этого несоответствия стал переход к рассмотрению случайности и изменчивости с позиций блочной эволюции, в том числе на генетическом уровне (основным принципом возникновения и эволюции генов, РНК, белков и их систем является принцип блочной структуры, где блоками служат фрагменты уже существующих

макромолекул). Так, блочная структура глобулярных белков проявляется в процессе их сворачивания (самоорганизации), в результате которого формируются блочно-функционирующие третичные и четвертичные структуры. Сходный процесс самоорганизации осуществляется также при формировании вторичной структуры функциональных и геномных РНК (т-РНК, р-РНК и др.) [90]. Фактически речь идет о переходе от линейной парадигмы случайных независимых мутаций к парадигме нелинейного системного формирования геномных изменений.

В клетках действуют механизмы репараций, рекомбинаций, транспозиций и др., причем наличие повторов резко увеличивает вероятность элементарных актов, лежащих в основе изменчивости — замен, делений, дубликации, инверсий. А источник изменчивости ограничен, в основном, уже апробированными в данных условиях блоками негативных мутаций. В качестве примера рассмотрим переход от гаплоидного прокариотического к диплоидному эукариотическому геному. На определенном этапе эволюции качественное изменение передачи возрастающей информации стало невозможно без резкого роста размера генома. И поскольку размер генома прокариотов имеет верхнюю границу, обусловленную числом вероятных мутаций, то преодоление этого порога стало возможным при переходе к диплоидности, что увеличило возможность новых блочных комбинаций и размер генома в 2 раза [90].

Принято рассматривать две характеристики проявления мутаций — частоту и норму. *Частота мутаций* — это вероятность, с которой при транскрипции ДНК происходит неверный синтез нуклеотида, вне зависимости от направления мутации (положительного или отрицательного). А *норма мутаций* определяется как конечная и установленная в ходе наблюдений часть особей в популяции, у которых мутация по одному из признаков проявилась в течение жизни одного поколения. Взаимосвязь между этими понятиями неоднозначна. Во-первых, не каждая мутация приводит к изменению признаков (например, «молчащие» мутации), а во-вторых, многие мутации могут вызывать летальный исход и, следовательно, не проявиться в потомстве. Частота мутаций не постоянна и не одинакова для разных генов разных организмов. Частота мутаций некоторых одноклеточных организмов, таких как бактерии и другие микроорганизмы, колеблется в пределах от 10^{-6} до 10^{-8} . Иначе, отдельный ген может мутировать только в одной клетке на 1 млн или на 100 млн клеток одного поколения. Определять частоту мутаций в сложных диплоидных организмах труднее. Во-первых, изменения фенотипа могут соответствовать мутациям в ряде генов, особенно если это сложный организм. Во-вторых, сложные организмы подвергаются изменениям на протяжении всего периода индивидуального развития, и фенотип с отклонениями от нормы может появиться в результате ненормального развития, а не только мутации. В-третьих, если организм гомозиготен по аллелю дикого типа, то для проявления гомозиготного рецессив-

ного фенотипа потребуются две идентичные мутации. [126]. У человека и других многоклеточных мутации происходят на 3-4 порядка реже. Геном человека содержит около 30 тыс. генов, поэтому в каждом поколении около 1/3 гамет этой популяции несут новые мутации по какому-либо гену.

Мутации, обеспечивающие организму биологические преимущества либо отрицательно сказывающиеся на его жизнеспособности, сохраняются или удаляются из генов популяции в процессе естественного отбора. Поэтому показателем реальной частоты возникновения мутаций является скорость накопления так называемых нейтральных мутаций, не подверженных отбору. Авторы [127] сравнили такие нейтральные последовательности нуклеотидов у видов, имеющих общего предка — шимпанзе и человека. Уровень нейтральных мутаций неравнозначен на различных участках хромосомы, что определяется влиянием последовательности ДНК на скорость накопления мутаций. Так, для последовательностей, содержащих очень большое количество пар нуклеиновых оснований (СрG) гуанина (G) и химически модифицированного (например, метилированного) цитозина (C) характерна высокая частота мутаций. Кроме того, и наличие химической модификации СрG-дуплетов повышает их восприимчивость к мутациям, что приводит к их постепенному выведению из генома. Эта зависимость была использована для изучения влияния СрG-дуплетов на частоту мутаций в содержащих малое количество этих дуплетов последовательностях нуклеотидов путем тщательного сравнения «старых» и «молодых» последовательностей.

Авторы цитируемой работы сравнили содержание СрG-дуплетов и количество изменений ДНК в неактивных L1-транспозонах, входящих в состав геномов человека и шимпанзе. Эти древние мобильные последовательности ДНК, самокопировавшиеся и распространявшиеся по геному нашего общего предка, в настоящее время являются пассивными «ДНК-ископаемыми», мутации в которых носят нейтральный характер. Еще раньше было замечено, что чем старше L1-транспозон, тем меньше СрG-дуплетов он содержит. Однако более тщательное сравнение состава последовательностей транспозонов показало, что существует определенный порог содержания СрG-дуплетов, достижение которого приводит к резкому снижению частоты мутаций. Еще более интересным оказался тот факт, что достижение этого порога значительно меняет характер мутаций.

Приведенные результаты означают, что СрG-дуплеты не только повышают частоту мутаций окружающей их последовательности, но и влияют на механизмы возникновения мутаций. Авторы окрестили это явление «СрG-эффектом». Идентификация этого эффекта подтверждает гипотезу, согласно которой частота мутаций определяется не столько локализацией фрагмента ДНК на хромосоме, сколько особенностями самой последовательности ДНК.

Все клетки организма с помощью систем контроля и репарации, основу которых составляют разнонаправленные ферменты, компенсируют рост и накопление частоты мутаций. Если повреждена только одна нить ДНК, ферментные системы репарации вырезают ее поврежденный участок (эту операцию выполняют ферменты эндонуклеазы), затем достраивается «правильный» участок ДНК (эту операцию выполняют ДНК-полимеразы) и на последнем этапе восстановленный участок сшивается с концами нити, оставшимися после вырезания поврежденного участка (эту операцию выполняют лигазы). Существуют и другие формы репарации: при утрате азотистого основания в нуклеотиде происходит его прямое встраивание (это касается аденина и гуанина), отщепляется метильная группа и др. Однако при большом числе повреждений ДНК они могут стать необратимыми — репарационные системы могут не успевать исправлять повреждения или повреждаются сами ферменты. Необратимые повреждения ДНК приводят к появлению стойких изменений наследственной информации.

В зависимости от причины возникновения мутации могут носить спонтанный и индуцированный характер. Спонтанные мутации возникают самопроизвольно на протяжении всей жизни организма при нормальных условиях окружающей среды с частотой около 10^{-9} – 10^{-12} на нуклеотид за клеточную генерацию, а индуцированные — в результате воздействия многочисленных мутагенных факторов.

К химическим мутагенам относятся самые разнообразные вещества — ксенобиотики. Так, алкилирующие агенты вызывают изменение ДНК по своему образу и подобию (метилирование, этилирование и т. д.), в результате чего при репликации ДНК нарушается принцип комплементарности и происходит замена нуклеотидных пар (таким же образом на ДНК действуют гидроксилламин и нитраты). Некоторые алкилирующие агенты (супермутагены) получены только искусственным путем (например, N-метил-N-нитрозомочевина), поэтому ферменты защитных систем их не распознают. Существует также множество химических агентов, опосредованно вызывающих мутации. Например, ионы тяжелых металлов, связываясь с ферментами репликации, репарации и рекомбинации, снижают их ферментативную активность, т. е., не являясь мутагенами, эти ионы способствуют появлению мутаций.

В результате непосредственного воздействия ионизирующего излучения происходит разрыв ДНК, индуцирующий хромосомные перестройки на всех стадиях клеточного цикла. Опосредованное воздействие ионизирующих факторов связано с нарушением структуры ферментов, контролирующей репликацию, репарацию и рекомбинацию ДНК и вызывает генные и хромосомные мутации. Это свойство используется при облучении раковых клеток, поскольку непрерывно делящиеся раковые клетки более уязвимы, чем медленно пролиферирующие или неproлиферирующие нормальные клетки. При воздействии жесткого ультрафиолета с длиной

волны около 254 нм происходит разрыв ковалентных связей, и в двойной спирали ДНК происходит нарушение принципа комплементарности. Экстремальные температуры также приводят к возникновению геномных мутаций и снижают ферментативную активность репарационных систем, что способствует усилению действия других мутагенов.

Важнейшими представителями биологических мутагенов являются ретровирусы и ретротранспозоны. В цикле репродукции большого семейства ретровирусов существенен обратный поток генетической информации: вместо обычного пути транскрипции — от ДНК к РНК, в этом случае переписывание происходит в обратном направлении. Ретротранспозоны — генетические элементы, которые могут самовоспроизводиться в геноме. Широко распространены ретротранспозоны среди многих видов растений и животных (49–78 % генома у кукурузы, порядка 90 % — у пшеницы, 45–48 % — у млекопитающих, около 42 % — у человека).

В ходе эволюции у приматов появилось много новых генов (в основном в результате дупликации прежних). Один из таких генов, *CDC14Bretro*, появился у общего предка человекообразных обезьян в результате функционирования ретротранспозонов. Дупликация генов является важнейшей предпосылкой для появления новых функций в ходе естественного отбора: одна из копий продолжает выполнять исходную функцию, а вторая может под действием мутаций и отбора приобрести новую функцию. Существует два основных механизма удвоения генов: «обычная» дупликация фрагментов ДНК и ретроудупликация (дупликация в результате деятельности ферментов — обратных транскриптаз), гены которых входят в состав мобильных генетических элементов — ретротранспозонов. Размножение ретротранспозонов происходит следующим образом: клетка осуществляет прямую транскрипцию (синтез на матрице ДНК молекулы РНК) ретротранспозона, затем РНК используется для синтеза закодированного в ней белка — обратной транскриптазы, которая может синтезировать на матрице РНК комплементарный ей фрагмент ДНК и встроить его в хозяйскую хромосому.

Обратные транскриптазы переписывают в ДНК хозяина информацию не только со «своих» молекул РНК, создавая новые копии ретротранспозонов, но и с «хозяйских» РНК, создавая «лишние» копии хозяйских генов. Ретроудуплицированные гены отличаются от обычных отсутствием некодирующих вставок — интронов, которые вырезаются из молекулы РНК. В итоге получают матричные РНК, используемые клеткой для синтеза белка и обратными транскриптазами для создания ретрокопий. Каждая ретрокопия может оказаться либо работающей (ретрогеном), либо, чаще всего, неработающей (ретропсевдогеном).

Ретрогены в эволюции приматов, в том числе человекообразных (гиббонов, орангутанов, горилл, шимпанзе и людей), появлялись довольно часто. Ген *CDC14Bretro* появился 18–25 млн лет назад у общих предков гоми-

ноидов в результате ретродупликации, а его первый вариант — *CDC14B* — появился еще у одноклеточных эукариот. Исходный ген *CDC14B* у приматов в ходе эволюции подвергся альтернативному сплайсингу. Все его четыре последующих варианта выполняют привычную функцию — работают (экспрессируются) во всех тканях организма человека, а ретрокопия *CDC14Bretro* — только в мозге и семенниках, т. е. поменяла функцию [128].

В ходе эволюции нуклеотидная последовательность ретрогена претерпела ряд изменений. Известно, что нуклеотидные замены делятся на синонимичные (не ведущие к изменению структуры кодируемого белка) и несинонимичные, или значимые (участвующие в отборе). Поэтому по соотношению синонимичных и значимых замен можно судить о том, находился ли данный ген под действием одного из двух вариантов отбора. Если синонимичных замен много, а значимых мало, то ген находился под действием очищающего (стабилизирующего) отбора, который отбраковывал большинство значимых замен. Если доля значимых замен выше обычного, то ген находился под действием положительного (движущего) отбора, который способствовал фиксации полезных изменений.

Авторам [128] удалось установить, что ген *CDC14Bretro* в ходе эволюции гоминоидов в основном находился под действием стабилизирующего отбора и только в одной эволюционной линии (14–7 млн лет назад) объединения общего предка орангутанов и африканских человекообразных обезьян (до ответвления линий, ведущих к горилле и к общему предку шимпанзе и человека) — под действием движущего отбора. За этот период в гене зафиксировалось 12 значимых замен. Белки, кодируемые *CDC14Bretro*, у гиббона и орангутана подобно их более древнему молекулярному предку прикрепляются к микротрубочкам. А белки, кодируемые тем же ретрогеном у гориллы, шимпанзе и человека, — прикрепляются к мембранам эндоплазматической сети, подобно менее древнему варианту. Таким образом, суть 12-ти значимых замен состояла в изменении локализации белка, а три из этих замен должны были изменить свойства активного центра белка — фосфатазного домена. Этот пример показывает, как в результате дупликации генов и последующих мутаций в ходе отбора может возникнуть белок с новыми свойствами и функциями.

Существует несколько классификаций мутаций по различным критериям, но, как правило, в современной литературе используется классификация, основанная на характере изменения структуры отдельных генов, хромосом и генома в целом.

1. Геномные мутации могут касаться всех хромосом (полиплоидия) или отдельных хромосом (анеуплоидия). В последнем случае может добавляться отдельная хромосома (трисомия) или участвовать, вместо пары, одна хромосома (моногамия). Эти мутации редко оказываются жизнеспособными, но в случае реализации часто приводят к летальному исходу еще в процессе эмбриогенеза или к врожденным поро-

ноидов в результате ретродупликации, а его первый вариант — *CDC14B* — появился еще у одноклеточных эукариот. Исходный ген *CDC14B* у приматов в ходе эволюции подвергся альтернативному сплайсингу. Все его четыре последующих варианта выполняют привычную функцию — работают (экспрессируются) во всех тканях организма человека, а ретрокопия *CDC14Bretro* — только в мозге и семенниках, т. е. поменяла функцию [128].

В ходе эволюции нуклеотидная последовательность ретрогена претерпела ряд изменений. Известно, что нуклеотидные замены делятся на синонимичные (не ведущие к изменению структуры кодируемого белка) и несинонимичные, или значимые (участвующие в отборе). Поэтому по соотношению синонимичных и значимых замен можно судить о том, находился ли данный ген под действием одного из двух вариантов отбора. Если синонимичных замен много, а значимых мало, то ген находился под действием очищающего (стабилизирующего) отбора, который отбраковывал большинство значимых замен. Если доля значимых замен выше обычного, то ген находился под действием положительного (движущего) отбора, который способствовал фиксации полезных изменений.

Авторам [128] удалось установить, что ген *CDC14Bretro* в ходе эволюции гоминоидов в основном находился под действием стабилизирующего отбора и только в одной эволюционной линии (14–7 млн лет назад) объединения общего предка орангутанов и африканских человекообразных обезьян (до ответвления линий, ведущих к горилле и к общему предку шимпанзе и человека) — под действием движущего отбора. За этот период в гене зафиксировалось 12 значимых замен. Белки, кодируемые *CDC14Bretro*, у гиббона и орангутана подобно их более древнему молекулярному предку прикрепляются к микротрубочкам. А белки, кодируемые тем же ретрогеном у гориллы, шимпанзе и человека, — прикрепляются к мембранам эндоплазматической сети, подобно менее древнему варианту. Таким образом, суть 12-ти значимых замен состояла в изменении локализации белка, а три из этих замен должны были изменить свойства активного центра белка — фосфатазного домена. Этот пример показывает, как в результате дупликации генов и последующих мутаций в ходе отбора может возникнуть белок с новыми свойствами и функциями.

Существует несколько классификаций мутаций по различным критериям, но, как правило, в современной литературе используется классификация, основанная на характере изменения структуры отдельных генов, хромосом и генома в целом.

1. Геномные мутации могут касаться всех хромосом (полиплоидия) или отдельных хромосом (анеуплоидия). В последнем случае может добавляться отдельная хромосома (трисомия) или участвовать, вместо пары, одна хромосома (моногамия). Эти мутации редко оказываются жизнеспособными, но в случае реализации часто приводят к летальному исходу еще в процессе эмбриогенеза или к врожденным поро-

кам развития. Например, синдром Дауна обусловлен трисомией по 21-й паре хромосом и связан с нарушением ряда признаков — искаженными физическими данными и умственной отсталостью.

2. При хромосомных мутациях происходят перестройки структуры отдельных хромосом: потеря (делеция) или удвоение части (дупликация) генетического материала хромосом; изменение ориентации сегментов хромосом (инверсия); перенос части генетического материала с одной хромосомы на другую (транслокация). Последняя перестройка является переходной формой между хромосомной и геной мутациями.
3. Генные мутации, возникающие в половых клетках, передаются по наследству и проявляются только в следующем поколении. На этом уровне изменения первичной структуры ДНК генов под действием мутаций менее значительны, чем при хромосомных мутациях, однако генные мутации встречаются более часто. В результате этих мутаций происходят потери, вставки, дупликации и инверсии различных частей гена. Если под действием мутации изменяется лишь один нуклеотид, говорят о точковых мутациях. Поскольку в состав ДНК входят азотистые основания только двух типов — пурины и пиримидины, все точковые мутации с заменой оснований разделяют на два класса: транзиции (замена пурина на пурин или пиримидина на пиримидин) и трансверсии (замена пурина на пиримидин или наоборот).

Примером геной мутации может служить мутация, приводящая к появлению серповидноклеточной анемии — наследственного заболевания, как правило, приводящего к смерти. Дети, которые получили аномальный ген от одного из родителей и нормальный ген от другого, будут лишь носителями мутантного гена, а при получении аномальных генов от обоих родителей (гомозиготное состояние) развивается серповидноклеточная анемия. Около 20 % населения Центральной Африки и Средиземноморья являются скрытыми носителями мутантного гена «серповидноклеточности», и порядка 1–1,5 % детей в этой популяции погибают (гомозиготные особи). Но при данном типе аномалии существуют и свои плюсы — в малярийных зонах тропической Африки аномальный ген в гетерозиготных особях вызывает устойчивость к малярии. И этот пример не одинок. Генные мутации, в основном, относятся к вредным мутациям, поскольку нарушают жизненные процессы, протекающие в организме, и реже вызывают генные мутации, улучшающие те или иные его свойства. Но эта форма генных мутаций для развития популяций/видов и отдельных организмов имеет огромное значение, поскольку является необходимым условием эволюции.

В результате мутаций могут изменяться самые различные биохимические, физиологические и морфологические признаки организма. В стабиль-

ных (неизменных или слабо изменяющихся) условиях среды для большинства особей характерен близкий к оптимальному генотип, а мутации вызывают нарушение функций организма, снижают его приспособленность и могут привести к смерти особи. Так, мутации в многоклеточных организмах часто приводят к уничтожению клетки и даже к программируемой смерти клетки — апоптозу, мутации в соматической клетке — к злокачественным или доброкачественным новообразованиям, мутации в половой клетке — к изменению свойств организма-потомка. Однако, как мы видели в случае серповидноклеточной анемии, мутации могут привести и к появлению у организма новых полезных признаков — адаптационных. Но популяция за адаптацию «платит» генетическими отклонениями.

Мутации возникают постоянно, и многие из них способны длительно сохраняться в популяции в скрытом виде (рецессивные мутации). Так, «молчащие» мутации, приводящие к образованию «молчащих» участков ДНК или к замене одного элемента генетического кода на синонимичный, обычно никак не проявляются в фенотипе. Всего в геноме человека обнаружено около 50 «молчащих» генов, причем многие из них связаны с обонянием и иммунитетом, а аналоги этих генов у шимпанзе и других обезьян вполне нормально работают. В популяциях животных при выборе брачных партнеров очень важен запах партнера. Возможно, отключение генов, связанных с обонянием, в ходе эволюции человека было связано с растущей ролью разумной регуляции интимных отношений. Иными словами, в ходе естественного отбора хороший нюх не давал нашим предкам значительного преимущества, так как не являлся для них самым необходимым механизмом в борьбе за выживание. Что же касается иммунной системы, то, оказывается, ее излишняя «бдительность» иногда может приводить к опасным аутоиммунным заболеваниям, например к рассеянному склерозу. Кроме того, выявлены различия в генах человека и шимпанзе, связанные с эмоциональной регуляцией поведения, и 1500 различий в генах, связанных с онкологическими заболеваниями, которыми, в отличие от человека, шимпанзе почти не болеют. Это наводит на мысль, что, возможно, такие генетические отличия между людьми и их «собратьями» способствовали формированию человека, поскольку геномы человека и шимпанзе идентичны на 98 % и отличаются всего на 2 %.

Рецессивные мутации позволяют в ходе естественного отбора адаптировать эволюционные изменения популяции/вида к изменяющимся условиям среды, т. е. трансформировать их из вредных или нейтральных в полезные. Хромосомные перестройки, затрудняющие рекомбинацию, способствуют репродуктивной изоляции групп организмов и их последующей дивергенции, а дубликации способствуют увеличению числа генов в геноме и возрастанию их разнообразия вследствие происходящей затем дифференциации генов в дублицированных участках хромосом. Но наиболее значительны для эволюции генные мутации, поскольку, несмотря на

их относительную редкость, генотип многоклеточных организмов состоит из десятков тысяч генов, что создает возможность многочисленных вариаций. Таким образом, мутации увеличивают генетическое разнообразие популяций и, следовательно, способствуют эволюции организмов.

В классическом подходе все мутации случайны и не направлены, т. е. изначально не адаптивны — это принципиальное положение мутационной теории. Применение инсектицидов может повысить частоту мутаций, включая адаптивную мутацию и множество (десятки тысяч) других нейтральных и вредных мутаций в генах. Это всего лишь бессознательная реакция организма на стрессовые условия, поскольку он не может знать, какие мутации будут полезны в следующих поколениях. Например, у бактерий имеются средства для уменьшения вреда, приносимого накапливающимися в геноме мутациями: пока мутаций мало, жизнеспособность снижается пропорционально их числу, но при дальнейшем накоплении мутаций снижение жизнеспособности все более замедляется.

Живая клетка не умеет рассчитывать, какое именно изменение генома ей в данный момент наиболее выгодно, но умеет увеличивать частоту возникновения нужных случайных мутаций во всем геноме или на отдельных его участках. Например, у кишечной палочки обнаружены так называемые SOS-гены, включающиеся в некоторых экстренных случаях, к ним относится ген *dinB*, кодирующий ДНК-полимеразу (белок, управляющий созданием копий молекул ДНК). Активизация этого гена приводит к резкому увеличению частоты мутаций, что может оказаться спасительным для гибнущей популяции микробов, поскольку дает возможность регулировать скорость мутагенеза генно-модифицированной бактерии. Возможно, снижение вредности мутаций по мере роста их числа может быть связано с деятельностью белков-шаперонов, обеспечивающих правильное «сворачивание» других белковых молекул. (В кузнечном деле шапероны — это правила, с помощью которых придают правильную конфигурацию выковываемому изделию.) Повышение числа мутантных (неправильно «свернутых») белков в клетке может привести к росту производства шаперонов, которые иногда способны помочь даже «испорченному» белку свернуться правильно. И действительно, оказалось, что в линиях с большим числом мутаций уровень шаперонов действительно резко повышен. Таким образом, живая клетка в некоторых случаях способна не только регулировать скорость мутации, но и эффективно справляться с вредными мутациями. Наличие подобных компенсаторных механизмов дает организмам возможность без чрезмерного ущерба для себя накапливать мутации, которые могут в дальнейшем «пригодиться» естественному отбору для создания новых форм жизни. Ведь любая мутация, вредная сегодня, может оказаться полезной завтра, когда условия переменятся.

Механизмами мутаций являются наследственность и изменчивость. Наследственность — это присущее всем организмам свойство повторять

в ряду поколений одинаковые признаки и особенности развития, в результате чего обеспечивается преобладание морфологической, физиологической, биохимической организации живых существ и характера их индивидуального развития — онтогенеза. Поэтому наследственность — важнейшее условие существования дифференцированных форм жизни, невозможных без относительного постоянства признаков организмов. (Любопытно, что первые попытки объяснения изучения наследственности были предприняты еще Гиппократом и Аристотелем. Но только к середине XIX в. появились законы Менделя.)

Наследственность контролирует процесс онтогенеза — индивидуального развития организма от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до смерти. В общем случае мутация приводит лишь к вероятностному изменению фенотипа и определяется не только особенностями мутантного гена, но и другими генами в генотипе, т. е. в процессе онтогенеза.

Наследственность также определяет различие и взаимосвязь между генотипом и фенотипом, при этом роль генотипа и внешней среды в формировании фенотипа может быть различна, например, норма реакции организма на влияния среды обусловлена генотипически.

Наследственность может корректироваться *изменчивостью* — вариабельностью признаков среди особей данного вида/популяции. В зависимости от причин и характера изменений изменчивость классифицируется как:

- наследственная (генотипическая) и ненаследственная (фенотипическая);
- индивидуальная и групповая;
- прерывистая (дискретная) и непрерывная;
- качественная (различия, не связанные друг с другом переходными формами), количественная (различия, образующие непрерывные ряды, в которых близкие члены ряда могут отличаться друг от друга сколь угодно мало) и коррелятивная (взаимосвязанные изменения ряда признаков);
- направленная (определённая, по Ч. Дарвину) и ненаправленная (неопределённая, по Ч. Дарвину);
- мутационная и комбинационная (обусловленная дальнейшим перекомбинированием генов в результате скрещивания);
- адаптивная и неадаптивная.

При этом все типы изменчивости могут переплетаться самым причудливым образом.

В настоящее время общепризнанными являются следующие ключевые положения эволюционной теории [129]:

- «Генотип определяет не фенотип как таковой, а норму реакции», т. е. набор возможных путей развития организма в зависимости от условий. «Вариации фенотипа в пределах нормы реакции — это и есть модификационная изменчивость».
- Наследуются не модификации, а «генетически детерминированная способность к ним».
- «Модификационная изменчивость часто является адаптивной. Способность к адаптивным модификациям развивается под действием отбора, на основе закрепления определенных наследственных изменений (мутаций), точно так же, как любые другие адаптивные свойства организма».

К модификационной изменчивости относятся морфозы и фенкопии. Морфозы — это ненаследуемые изменения в результате нарушения действия генов, вызываемые в соматических клетках организма экстремальными факторами внешней среды. Морфозы носят неадаптивный и необратимый характер, поэтому часто эти изменения фенотипа, выходящие за пределы нормы реакции, приводят к патологиям и даже гибели организма (например, эта форма изменчивости может быть вызвана воздействием на развивающийся организм некоторых химических веществ — хемоморфозы или ионизирующей радиации — радиоморфозы). Несмотря на то что морфозы, как правило, являются выраженными отклонениями от родительских форм, они не носят приспособительного характера.

Дестабилизация онтогенеза может привести к появлению аномально-го пути развития — морфоза, который потенциально при наличии других мутаций, сцепленных с первоначальной, может оказаться полезным для организма и существенно облегчать формирование новых адаптаций. Поэтому ее можно определить как переходную форму от одного стабильного состояния к другому, способствующую проявлению «скрытых» путей развития прогрессивной эволюции.

На начальном этапе мутация носит случайный характер, затем, как правило, проявляется в фенотипе (меняется строение, физиология или этология организма). Если этот выбор окажется полезным, в ходе отбора мутации закрепляются, и аномалия (новый фенотипический признак) со временем становится нормой. Однако взаимосвязь между изменениями генотипа и фенотипа часто не столь однозначна, поскольку в общем случае мутация приводит лишь к изменению вероятностного изменения фенотипа и определяется не только особенностями мутантного гена, но и другими генами в генотипе уже в процессе онтогенеза. Так, мутантные белки способны нормально функционировать, если специализированные белки — шапероны — придадут им правильную трехмерную конфигурацию.

Способность организмов к «компенсаторным фенотипическим модификациям» (ответ организма на нарушения процессов онтогенеза и трав-

мы) может приводить к быстрым эволюционным преобразованиям за счет нивелирования действия многих вредных мутаций [130]. Если организм при неизменном генотипе способен в течение жизни одного поколения приспособливаться к изменяющимся условиям обитания, возможно ослабление действия отбора. Если же условия обитания достаточно стабильны для многих поколений, подверженных одним и тем же модификационным преобразованиям, возможно закрепление этих преобразований на генетическом уровне и, соответственно, не только ускорение, но и новый вектор эволюционного процесса. Данное явление известно как «эффект Болдуина» (Дж. Болдуин выдвинул эту гипотезу в 1896 г.). Например, молочное животноводство способствовало распространению в определенных регионах мутации, позволяющей взрослому человеку переваривать лактозу (молочный сахар), и, в результате, изменению генотипа. Следует отметить, что способность к компенсаторным модификациям повышает вероятность закрепления как малых, так и крупных мутаций. Таким образом, возникающая в ходе эволюции способность организмов к компенсаторным модификациям, основанным на принципе обратных связей, проявляется не только на организменном, но и на генетическом уровне и является важным фактором, формирующим векторы эволюции.

Фенокопии — ненаследственные изменения фенотипа, вызванные действием определённых условий среды, определяются стадией развития организма. Наиболее частая причина фенокопий — воздействие на эмбриональной стадии некоторых физических, химических и биологических агентов (например, вирусов), нарушающих не только эмбриональное развитие плода (при этом его генотип не затрагивается), но и вызывающих морфологические аномалии развития организма. Например, воздействуя на генетически нормальные эмбрионы и личинки некоторых насекомых повышенной температурой, парами эфира и т. п., можно вызвать у взрослых особей ненаследственные уродства (изменение числа ног или крыльев, превращение усиков в лапки и др.). Предположительно, внешний фактор, вызывающий фенокопии у нормальных особей, нарушает действие соответствующих нормальных генов, что и ведёт к появлению мутантного фенотипа.

В основе любых межгрупповых различий лежит индивидуальная изменчивость, поскольку не существует абсолютно идентичных особей. Даже между генотипически идентичными (например, однойцовые близнецы) и развивающимися, казалось бы, в равных условиях организмами всегда существуют морфофизиологические различия. Но определяется групповая изменчивость различиями между группами любых рангов, начиная с популяций. Так, в некоторых случаях различия между группами особей не связаны с различиями их генотипического состава, а обусловлены различными реакциями сходных генотипов на разные внешние условия. Примером может служить воздействие на развитие разных поколений одного вида/популяции разных сезонных

условий среды (у некоторых насекомых и травянистых растений, дающих два поколения в год, весенние и осенние популяции различаются по ряду признаков). А популяции, населяющие обширные территории в отсутствие изолирующих барьеров, могут (вследствие перемешивания и скрещивания) создавать переходные формы по тем или иным признакам.

Наследственной изменчивостью обусловлены различные формы внутрипопуляционного полиморфизма — наличия в пределах одного вида/популяции резко отличных по внешним признакам особей, не имеющих переходных форм. Полиморфизм может быть связан с плотностью популяции и проявляться в различных окрасках, пропорциях тела и поведенческих проявлениях (например, у саранчовых наблюдается фазовая изменчивость поведения, у гусениц и определенных видов бабочек — различия в окраске). А для общественных насекомых характерен полиморфизм, связанный с разделением функций разных особей в семье или колонии (матка и «рабочие» у пчёл, «солдаты» и строители у муравьев и термитов и др.). В некоторых популяциях наблюдается сосуществование двух или более форм полиморфизма (например, у двухточечной божьей коровки почти во всех популяциях встречаются чёрная форма с красными пятнами и красная форма с чёрными пятнами). В основе этого явления могут лежать разные эволюционные механизмы: различная сезонная приспособленность, повышенная жизнеспособность гетерозигот и другие, ещё недостаточно изученные механизмы. Таким образом, и групповая, и индивидуальная изменчивость включают изменения как наследственной, так и ненаследственной природы [130].

Часто в природе наблюдается коррелятивная изменчивость, обусловленная взаимосвязанным изменением различных признаков и свойств (например, связь между ростом и весом особей — положительная корреляция или скоростью клеточного деления и величиной клеток — отрицательная корреляция). Этот тип корреляции может быть обусловлен генетическими причинами, взаимосвязанными процессами утверждения определённых признаков и свойств в индивидуальном развитии особей (онтогенетические корреляции) и сходными изменениями разных признаков и свойств в ответ на одни и те же внешние воздействия (физиологические корреляции). В литературе наследственность и изменчивость иногда определяют как диалектически единое «консервативное» и «прогрессивное» начала мутаций. Между наследственной и ненаследственной формами изменчивости существует тесная связь, поскольку ненаследственные изменения являются лишь отражением наследственно обусловленной способности организмов отвечать определёнными изменениями признаков на воздействия факторов внешней среды.

II. *Вертикальный перенос генов* — процесс переноса генов, в ходе которого организм получает и передает генетический материал в поколениях.

В результате дупликаций, мутаций и рекомбинаций образуются гены, ведущие происхождение от одного предкового гена, но входящие в состав

разных геномов (паралогичные гены), которые увеличивают белковый арсенал и диапазон фенотипических вариаций, отражающих усложнение клеточных систем и регуляторных механизмов. В этом суть вертикальной эволюции «вверх». Другим направлением эволюции «вниз» является редуциционная эволюция, в процессе которой происходит сокращение числа генов, утрата функций, путей метаболизма, органелл, генеративных систем и т. д. В этом случае при оптимизации физиологической приспособленности организмов к определенной экологической нише происходит специализация организмов. Например, для большинства патогенных бактерий характерна потеря многих генов, так как эти облигатные паразиты используют для своей жизни метаболические системы клетки «хозяина» и не нуждаются в собственных аналогичных системах. И чем выше зависимость от условий эконизи, тем меньше требуется генов для адаптации. Так, у некоторых протистов в ходе адаптивной эволюции произошла утрата митохондрий, но в ядре сохранилось немало генов, предназначенных для обслуживания этой органеллы [131].

III. *Генетический дрейф, или горизонтальный (латеральный) перенос генов* — это процесс переноса генов между организмами, как близкородственными, так и филогенетически отдаленными, принадлежащими даже к разным таксонам. Этот перенос ограничен не генетической совместимостью, а лишь «готовностью» генома хозяина для «встраивания» экзогенного генетического материала.

Роль горизонтального дрейфа в значительной мере прояснилась в результате открытия трансдукции вирусов — самых мелких представителей биосферы (15–350 нм, а некоторые нитевидные формы — до 2000 нм, что примерно в 50 раз меньше среднего размера бактерий). Впервые горизонтальный дрейф с помощью вирусной трансдукции был отмечен в 1952 г. у бактерий **Дж. Ледебергом** и **Н. Циндером**, а впоследствии выяснилась возможность этого же пути переноса и у эукариот.

Вирусы могут размножаться только внутри живой клетки, что позволяет рассматривать их в качестве облигатных клеточных паразитов. Внутри зараженной клетки вирусы проявляют себя как компоненты сложных живых систем, но вне клетки представляют собой метаболически инертные нуклеопротеиды, они содержат генетическую информацию, но не могут самостоятельно реализовать ее, не обладая собственным механизмом биосинтеза. Подобно всем другим формам жизни, вирусы обладают геномом, кодирующим строение белков их оболочки — на этом и основан их способ самовоспроизведения. Благодаря химической активности белков своей оболочки вирус «взламывает» защитные средства клетки-хозяина, и, попав в хозяйскую цитоплазму, инактивирует ее ДНК и принуждает копировать вирусный геном и синтезировать по этой программе собственные белки. В этом и состоит участие вирусов в «горизонтальном» переносе. Но поскольку им доступны

Таблица 5.11

Горизонтальный перенос генов у архей и бактерий [133]

Вид	Число генов в геноме	Перенесенные гены	
		количество	% в геноме
Архей			
<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	2407	179	8,4
<i>Methanococcus jannaschii</i>	1715	77	5,0
<i>Pyrococcus horikoshii</i>	2064	154	7,6
<i>Aeropyrum pernix</i>	2694	370	14,0
Патогенные бактерии			
<i>Mycoplasma pneumoniae</i>	677	39	5,9
<i>Chlamydia trachomatis</i>	894	36	4,3
<i>Rickettsia prowazekii</i>	834	28	3,6
<i>Treponema pallidum</i>	1031	77	8,3
<i>Haemophilus influenzae</i>	1709	96	6,2
<i>Helicobacter pylori</i>	1553	89	6,4
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	3918	187	5,0
Свободно живущие бактерии			
<i>Aquifex aeolicus</i>	1552	72	4,8
<i>Thermotoga maritima</i>	1846	198	11,6
<i>Escherichia coli</i>	4289	381	9,6
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	4036	411	10,1
<i>Bacillus subtilis</i>	4110	537	14,8
<i>Synechocystis</i> sp.	3169	219*	7,5

любые организмы (1,5 млн видов-реципиентов, а самих вирусов известно всего около 1000 видов), и вирус способен брать у донора часть генома другого вируса, которым хозяин был инфицирован ранее, горизонтальный перенос по праву можно рассматривать на биосферном уровне.

Хотя инициированные донором изменения в течение одного поколения часто незначительны, со временем они накапливаются, что приводит к качественным изменениям в живых организмах. Предположительно не менее 80 % генов в каждом прокариотическом геноме были представлены у разных видов микробов и участвовали в процессе горизонтального обмена на том или ином этапе эволюции [132].

В таблице 5.11 приведены некоторые данные о горизонтальном переносе генов у прокариот, полученные при полногеномном анализе большого числа видов бактерий и архей.

Данные таблицы позволяют сделать следующие выводы относительно закономерностей латерального генного переноса [131]:

- доля латерально полученных генов варьирует у разных видов и может составлять 10 % от общего числа генов в геноме;

- наименьшее число переносов характерно для большинства узкоспецифических патогенных бактерий, живущих в узких экологических нишах (следует отметить, что они определяют вирулентность и токсичность, а посему, несмотря на относительно небольшую численность, играют существенную роль в переносах);
- наибольшее количество переносов характерно для свободноживущих бактерий (бактерий с широкими экологическими ареалами);
- «реже всего в горизонтальный перенос вовлекаются гены информационных систем, составляющие базовый геном (транскрипции, трансляции, репликации), поскольку продукты этих генов входят в сложные белковые комплексы, где „чужие“ белки не встраиваются или не функционируют»;
- «горизонтальные переносы специфичны, поскольку приобретенный ген обнаруживается, как правило, только в клетках определенного вида или даже штамма»;
- «чаще всего в горизонтальный перенос вовлекаются гены операционных систем, обслуживающих метаболизм, транспортные пути, механизмы сигнальной трансдукции»;
- у многих бактерий среди латерально привнесенных генов большую долю составляют функционально неидентифицированные гены;
- «в составе приобретенных сегментов ДНК часто обнаруживаются профаги, плазмиды, кассеты резистентности, гены белков, участвующих в процессах сайт-специфической и „незаконной“ рекомбинации, обеспечивающей интеграцию привнесенных генов».

С. В. Шестаков полагает, что косвенным доказательством направленности горизонтального дрейфа может служить количество специализированных генов [131]. У термофильных видов бактерий *Thermotoga maritima* и *Aquifex aeolicus* 15 % генома составляют гены термофильных архей, что позволяет говорить о горизонтальном дрейфе от архей в клетки предшественников современных термофильных видов бактерий. В ядерном геноме эукариот также немало генов, характерных для архей или бактерий. Это могло быть результатом перемещения в ядро генов из митохондрий или хлоропластов, возникших на базе прокариотических геномов, претерпевших редуцированную эволюцию, либо за счет интеграции чужеродных фрагментов ДНК, поступающих с пищей (например, при поедании бактерий протистами). Горизонтальный перенос генов может происходить и в обратном направлении — от эукариот к прокариотам в симбиотических или паразитических системах, при наличии «челночных векторных» переносчиков. Например, предполагается, что донором эукариотического гена термоустойчивой аминокислот-ТРНК-синтазы у археи *Rugosoccus* могли быть полихеты. В геноме патогенных бактерий риккетсии и хламидии об-

- наименьшее число переносов характерно для большинства узкоспецифических патогенных бактерий, живущих в узких экологических нишах (следует отметить, что они определяют вирулентность и токсичность, а посему, несмотря на относительно небольшую численность, играют существенную роль в переносах);
- наибольшее количество переносов характерно для свободноживущих бактерий (бактерий с широкими экологическими ареалами);
- «реже всего в горизонтальный перенос вовлекаются гены информационных систем, составляющие базовый геном (транскрипции, трансляции, репликации), поскольку продукты этих генов входят в сложные белковые комплексы, где „чужие“ белки не встраиваются или не функционируют»;
- «горизонтальные переносы специфичны, поскольку приобретенный ген обнаруживается, как правило, только в клетках определенного вида или даже штамма»;
- «чаще всего в горизонтальный перенос вовлекаются гены операционных систем, обслуживающих метаболизм, транспортные пути, механизмы сигнальной трансдукции»;
- у многих бактерий среди латерально привнесенных генов большую долю составляют функционально неидентифицированные гены;
- «в составе приобретенных сегментов ДНК часто обнаруживаются профаги, плазмиды, кассеты резистентности, гены белков, участвующих в процессах сайт-специфической и „незаконной“ рекомбинации, обеспечивающей интеграцию привнесенных генов».

С. В. Шестаков полагает, что косвенным доказательством направленности горизонтального дрейфа может служить количество специализированных генов [131]. У термофильных видов бактерий *Thermotoga maritima* и *Aquifex aeolicus* 15 % генома составляют гены термофильных архей, что позволяет говорить о горизонтальном дрейфе от архей в клетки предшественников современных термофильных видов бактерий. В ядерном геноме эукариот также немало генов, характерных для архей или бактерий. Это могло быть результатом перемещения в ядро генов из митохондрий или хлоропластов, возникших на базе прокариотических геномов, претерпевших редуцированную эволюцию, либо за счет интеграции чужеродных фрагментов ДНК, поступающих с пищей (например, при поедании бактерий протистами). Горизонтальный перенос генов может происходить и в обратном направлении — от эукариот к прокариотам в симбиотических или паразитических системах, при наличии «челночных векторных» переносчиков. Например, предполагается, что донором эукариотического гена термоустойчивой аминоксил-ТРНК-синтазы у архей *Rugosoccus* могли быть полихеты. В геноме патогенных бактерий риккетсии и хламидии об-

наружено около 20 эукариотических генов, среди которых привнесенные гены белков, транспортирующих АТФ и АДФ. «Эти транспортные системы позволяют патогенным бактериям использовать ресурсы клеток-хозяев. Другие эукариотические гены, приобретенные патогенными бактериями путем горизонтального переноса, обеспечивают „нападение“ на клетку хозяина — это ферменты протеолиза, ингибиторы иммунного ответа, рецепторные белки, облегчающие патогенам проникновение в клетку хозяина. Подобного рода горизонтальные переносы генов, по-видимому, происходили сравнительно недавно в процессе превращения непатогенных штаммов в патогенные».

В ходе биологической эволюции горизонтальные переносы сопровождались многочисленными появлениями новых одинаковых прогрессивных признаков на различных стадиях эволюции таксонов. Так происходили, например, переходы от рептилий к млекопитающим, от голосеменных к покрытосеменным, от червеобразных к членистоногим, возможно, и от обезьян к человеку. Одна и та же цепочка ДНК встречается сразу у восьми разных видов животных, включая мышь, крысу и африканскую шпорцевую лягушку. И та же цепочка ДНК отсутствует у куриц, слонов и людей, что позволяет допустить появление последовательности ДНК в геномах некоторых животных путем межвидового скрещивания.

К основным путям генетического дрейфа следует отнести [134]:

- конъюгацию (направленная передача организмами информации на уровне ДНК);
- трансформацию (захват клеткой чужой ДНК из внешней среды);
- трансдукцию (перенос в составе вирусов, плазмид, МГЭ);
- случайные включения чужих генов ходе репарации разрывов ДНК при нарушении целостности мембран;
- перенос генов в симбиотических и паразитарных системах при физическом контакте клеток;
- межорганизменную генетическую рекомбинацию в ходе полового размножения (слияние гамет, редукционное деление и кроссинговер).

Традиционно считается, что половой процесс качественно отличается большей избирательностью, а также объединением и рекомбинацией не фрагментов (как это происходит при более примитивных способах размножения), а целых геномов. Поэтому у эукариот избирательность привела к появлению биологических видов, а у их предшественников — прокариот — избирательность проявлялась в более частом генетическом обмене у близкородственных форм, чем у более удаленных, но это не привело к формированию видов. Но оказалось, что у прокариот размер фрагментов ДНК, получаемых из внешней среды, неограничен сверху или снизу, а потому возможен и горизонтальный перенос всего генома.

Главная особенность бделлоидных коловраток (класс животных, включающий около 400 видов) выражается в полном отказе от полового размножения [135]. По-видимому, полового размножения не было уже у их общего предка, жившего много десятков миллионов лет назад. Некоторые заимствованные бактериальные гены у коловраток сохранили структуру, характерную для прокариотических генов, а другие уже успели обзавестись интронами, характерными для эукариот, и, по крайней мере, некоторые из заимствованных генов работают в клетках коловраток. В концевых участках их хромосом было обнаружено множество генов, не встречающихся ни у каких других животных: некоторые из этих генов происходят от бактерий, другие — от грибов, третьи — от растений.

Паразитическая бактерия вольбахия, живущая в клетках многих беспозвоночных уже около 100 млн лет, научилась при помощи регуляторных белков управлять размножением и развитием своих хозяев: превращать самцов в самок, избирательно убивать зародышей мужского пола, повышать плодовитость зараженных самок и т. д. В геноме самой вольбахии есть гены, предположительно заимствованные у эукариот [136].

К 2008 г. было описано 40 случаев горизонтального переноса митохондриальных генов от одного растения к другому. И часто в обмене участвуют паразитические растения, что подтверждает правило — при паразитарном переносе генов необходим тесный физический контакт. Раффлезия — растение, паразитирующее на лианах рода *Tetrastigma*, образует в тканях хозяина тяжи, напоминающие грибной мицелий. По набору генов она группируется с молочайными, а по одному из митохондриальных генов (*nad1B-C*) оказывается ближайшим родственником лианы. Рекордсменом подобного генетического заимствования является примитивное цветковое растение *Amborella*, растущее в Новой Каледонии, которое заимствовало у других растений 24 митохондриальных гена [137].

Анализ генома диатомовых водорослей *Phaeodactylum* показал, что их эволюционный успех в значительной мере обеспечен генетическим дрейфом — способностью заимствовать полезные гены у бактерий. На долю этой группы приходится около 20 % всей первичной продукции биосферы. При этом диатомеи — сравнительно молодая группа организмов, а темпы ее молекулярной эволюции в несколько раз выше, чем у позвоночных. По строению белков две диатомеи более значительно отличаются друг от друга, чем человек от рыбы, но меньше, чем человек от низших хордовых: аминокислотные последовательности белков у двух диатомей совпадают на 54,9 %, белки человека и рыбы фугу — на 61,4 %, а человека и асцидии — на 52,6 %.

Многие из новых генов возникли в результате дублирования и перекombинации фрагментов старых генов, и, по-видимому, важным фактором этих изменений была деятельность мобильных генетических элементов — ретротранспозонов. Но в геномах диатомей обнаружилось также 587 генов, заимствованных ими у прокариот — цианобактерий, протеобактерий, архей и др. Бактериальные гены помогают диатомеям осуществлять ряд

биохимических реакций, не свойственных другим эукариотам, многие гены относятся к рецепторным и сигнальным белкам, есть даже несколько светочувствительных белков, благодаря которым диатомеи могут реагировать на изменения освещенности [138].

В эволюции приматов тоже имело место неоднократное приобретение полезных «чужих» генов. Например, гены ENVV1 и ENVV2, работающие в плаценте у обезьян и человека, по происхождению являются генами белков оболочки ретровируса [128]. Первородный ретровирус встроился в геном наших предков, и после разделения линии обезьян и лемуринов стал эндогенным ретровирусом. Вскоре он подвергся двум последовательным дупликациям, в результате чего получилось три одинаковых эндоретровируса, расположенных по соседству на одной хромосоме. Ген ENVV2 приобрел в результате мутаций полезное для хозяина свойство и сохранился отбором, а ген ENVV3 был утрачен общим предком человека и шимпанзе или «замолчал». Оставшиеся гены выполняют три функции: управление слиянием клеток в ходе формирования наружного слоя плаценты, защита эмбриона от иммунной системы матери, защита эмбриона от «чужих» ретровирусов. Таким образом, генетические модификации, которым подвергают организм ретровирусы, в долгосрочной перспективе могут оказаться полезными.

Следуя [131], мы можем отметить, что *роль горизонтального дрейфа в биологической эволюции* в основном такова:

1. На самых ранних этапах эволюции существовал общий пул генов в «неустоявшихся» предковых клетках, между которыми происходил интенсивный обмен генами. В этот период шло перераспределение генетической информации, что сделало возможным специализацию и автономизацию клеток, давших начало отдельным таксономическим линиям.
2. Картина эволюционных связей в сообществе предковых прокариот представляла собой не ветвящееся дерево, обусловленное вертикальным развитием, а своего рода 3-мерный мицелий с сетью горизонтальных переносов в перекрывающихся экологических нишах. По этой причине геномы прокариот и эукариот мозаичны, что и послужило исходной основой блочной эволюции генома.
3. «Многие организмы (в первую очередь прокариоты) участвовали в горизонтальных переносах как „проточные“ емкости. Если бы в процессе эволюции энтеробактерия *Escherichia coli* только приобретала, но не теряла гены, то размер ее генома должен был бы удвоиться за 100 млн лет, с тех пор как произошла дивергенция с близкородственной бактерией *Salmonella*. Но размер генома *E.coli* почти не изменился за это длительное время. Баланс генных потоков, приводящих к приобретению и утрате генов, определяет не только адаптивную изменчивость организмов, но и поддержание оптимизированного размера генома. Скорости генных потоков у разных групп организмов различны и влияют на темпы эволюции геномов».

4. Не только сам геном, но и способы горизонтального переноса генетического материала являются объектами эволюционного процесса. «Эволюционируют каналы генетической коммуникации, механизмы рекомбинации, участвующие в „приживлении“ или „отторжении“ чужих генов. Если в какие-то периоды глобальных геосферных и биосферных перемен меняется диапазон векторных систем (вирусов, плазмид, мобильных элементов и т. п.), повышается рекомбинационная активность и частота горизонтальных переносов генов, то увеличивается и вероятность приобретения новых генов, обеспечивающих селективные преимущества клеток. Это не менее важный фактор эволюции, чем изменение темпов спонтанного или индуцированного мутагенеза. Волны горизонтального переноса генов могут быть инициированы повышением плотности контактирующих популяций. Там, где нет активных контактов, не будет и эффективного переноса генов. Особенно результативны такие процессы в многокомпонентных сообществах, где взаимодействуют различные организмы, метаболически связанные между собой. Геофизические, климатические, экологические факторы, безусловно, влияют на уровень и диапазон латерального переноса генов и, тем самым, на темпы и направления биологической эволюции».
5. Внедрение «чужих» генов может изменить направление эволюции популяции, вида и даже таксона более высокого иерархического уровня, существенно повлиять на фенотип организма и его взаимосвязи в экологическом сообществе. Если переносы относительно недавние, они относятся к узкоспециализированным, поскольку приобретенный ген обнаруживается, как правило, только на клеточном уровне. Если же после переноса прошло достаточное для адаптации время, эти генетические изменения могут наследоваться в ходе дивергенции и распространиться на уровне таксона более высокого уровня.

IV. *Дивергенция и конвергенция* — векторы биологической эволюции. Дивергенция начинается на популяционном уровне и обусловлена генетическим дрейфом и отбором. Так, различия в формировании конечностей у разных таксонов позвоночных обусловлены дивергенцией основных генов, направляющих этот процесс. И в результате этой специализации разные группы организмов в ходе отбора заняли со временем разные экологические ниши. Конвергенция наблюдается в тех случаях, когда неродственные таксоны, характеризующиеся внешним структурно-функциональным сходством органов и разными источниками их происхождения, адаптируются к одинаковым условиям. Например, крыло стрекозы и летучей мыши внешне схожи и по строению и по предназначению, но сформировались из совершенно разных клеточных элементов и контролируются разными группами генов. Конвергенция проявляется в параллелизме эволюционного процесса.

Биосфера — единый организм, эволюционирующий по законам, согласно которым горизонтальный перенос генов «работает» в пространстве и времени, дивергенция и конвергенция — в точках бифуркации, а отбор контролирует наследственное закрепление приобретенных признаков. Элементарной единицей эволюционного отбора является популяция, единицей устойчивого эволюционирования — биоценоз, составленный иерархической системой активных сред. Устойчивость эволюционного процесса определяется диалектическим единством дивергенции и конвергенции в процессе развития эволюционирующих систем и закрепляется на уровне вида.

Обсуждавшиеся в данном разделе механизмы определили общие закономерности эволюции биосферы.

5.3.3. Закономерности эволюции биосферы

Все мы пытаемся открыть универсальный закон природы, и некоторые из нас верят, что когда-нибудь он будет открыт.

А. Вегенер

К диалектическим закономерностям самоорганизации в процессе эволюции биосферы как иерархии активных сред относятся: дискретность и целостность, усложнение и дифференциация; цикличность постепенного и скачкообразного развития; параллелизмы; блочность; комплементарность симбиоза и конкуренции; прогрессивный характер развития.

1. Дискретность и целостность, усложнение и дифференциация.

«С точки зрения Платона... мир представляет некое единое целое, подчиняющееся закону гармонического деления — золотого сечения» [139]. «В процессах гармонизации структур объективного мира реализуется механизм ограничения единообразием ... многообразия. Этот механизм представляет собой... форму закона сохранения разнообразия системы» и зиждется на «диалектических законах единства и борьбы противоположностей, отрицания отрицания, перехода количества в качество...» [140]. Особым проявлением этих законов является самоорганизация или самоупорядочение в биосфере.

Дискретность и целостность — два фундаментальных диалектических свойства организации живой материи на Земле. Органеллы в клетках, сами клетки, одноклеточные и многоклеточные организмы отделены друг от друга, но функционируют во взаимодействии. Дискретность живого сочетается с необходимостью сходства близких элементов и, одновременно, с наличием необходимых и достаточных отличий, что составляет основу естественного отбора. Подобие в поколениях основывается на конвариантной редупликации, осуществляемой на основе матричного принципа, причем механизмы биосинтеза в цепочке «ген — белок — клетка» универсальны для всей биосферы.

К главным особенностям усложнения и дифференциации биологических систем, следует относить следующие:

1. Иерархическое сосуществование биосистем с разным уровнем сложности, в результате чего происходит формирование и увеличение доли все более сложных организмов и, как следствие, общий рост биоразнообразия и специализации.
2. Возможность нарастающего ускорения эволюционного процесса основана на поэтапном усложнении биосистем. Для авторов здесь просматривается некоторая аналогия: как во Вселенной более удаленные галактики разлетаются со все большей скоростью, так и сложные биологические организмы эволюционируют с ускорением. Только в этом случае ускорение связано еще и с изменением эволюционирующего субстрата: физико-химическая эволюция сменилась биологической, биологическая сменяется когнитивной.
3. Усложнение структурно-функциональной организации происходит в череду постепенного и скачкообразного этапов развития. Скачкообразность эволюции есть следствие нелинейного развития через бифуркации и, как правило, связана с изменением временных характеристик биосистем, определяющих когерентность взаимодействий. Смена структурно-функциональных уровней связана с чередой последовательных переходов «структура — хаос». Эти переходы часто связаны со сменой симметрий или вложением этих симметрий, отражающих фрактальную природу биологической иерархии.
4. Связанные обратными связями фенотип и генотип «раскачивают маятник» эндогенного цикла, который проявляется в популяционных колебаниях. Увеличение численности особей в популяции ведет к ослаблению давления отбора, а ее уменьшение — к усилению отбора. С этим эндогенным циклом сцеплен экзогенный цикл, в котором популяционные волны являются также результатом взаимодействия в системе «субстрат — жертва — хищник». Живая природа имеет дело с суперпозицией колебаний внутривидовых и межвидовых циклических взаимодействий. В общем случае это и составляет основу сопряжения микро- и макроэволюции.
5. Усложнение и обогащение внутривидовых и межвидовых информационных коммуникаций. «Когнитивный лифт» поднимается с большей скоростью, чем структурно-функциональный биохимический, и влечет за собой уже целый пучок сопряженных изменений.

В процессе эволюции цельность биосферы стала возможной вследствие сцепления ряда биотических круговоротов, т. е. возникновения таких экосистем, в которых одинаковые «порции» вещества в разных формах, проходя последовательные стадии синтеза и деградации, могли использо-

ваться многократно. Подобное стало возможным благодаря включению в экосистемы не только организмов автотрофов (хемо- и фотосинтетиков), но и гетеротрофов. Так возникла триада: продуценты — консументы — редуценты. Важным направлением дальнейшей эволюции экосистем стало снижение потерь вещества в ходе биотического круговорота, а также интенсификация миграции химических элементов. Например, у животных процесс интенсификации биологического круговорота веществ сопряжен с возникновением теплокровности (как известно, млекопитающие затрачивают на создание собственной биомассы около 1 % от потребляемого вещества), а у растений — с образованием однолетних травянистых растений.

В иерархии биосферы можно проследить иерархию участия одних и тех же фрагментов подсистем на разных уровнях. Так, пептидные фрагменты «одного белка являются только частью совокупности фрагментов всех белков клетки, внеклеточной среды, органов, тканей и целого живого организма... В свою очередь, глобальный белково-пептидный фрагмент является составной частью глобального фрагмента всех химических веществ, всех живых организмов. ...фрагментами являются молекулы, которые образуются из специализированных предшественников в результате отщепления сигнального пептида и пропептида(ов). Этот процесс характерен как для крупных белковых структур, так и для олиго-пептидных регуляторов, содержащих от 2 до 50 аминокислотных остатков» [141]. (Можно считать, что фрагментовика объединяет протеомику — науку о белках и биофизику клетки.)

В клетке усложнение и дифференциация протекали на уровне регуляторно-метаболической сети, «работающей» на двух основных уровнях. На первом уровне системы обмена веществ работают химические реакции, подавляющее большинство которых катализируют ферменты. На втором уровне регуляторных связей и эффектов работают регуляторные белки — рецепторы, которые реагируют на внешние или внутренние факторы и передают химические сигналы, интегрирующие работу других белков. Особую группу регуляторных белков составляют специализированные белки, регулирующие считывание генетического кода и синтез белков. И в зависимости от условий любой из побочных регуляторных эффектов может быть активирован и закреплен в ходе эволюции.

Благодаря многоклеточности появилась специализация растений. Зеленые водоросли возникли раньше других растений на Земле (около 1 млрд лет назад), поэтому у них отмечается много разных способов полового размножения. В дальнейшем растениям потребовалось еще 580 млн лет для того, чтобы перейти от водного образа жизни к наземному. Это стало возможным после того, как у них появился эпидермис — специальная покровная ткань с толстыми клеточными стенками, поддерживающая тело растения в новой среде. Второй биологически целесообразной специализацией в ходе эволюции стал прикрепленный образ жизни, позволивший растениям интенсифицировать извлечение питательных веществ из почв.

Для достижения устойчивого состояния биосферы на определенном этапе ее эволюции необходим баланс между разнонаправленной видовой адаптацией к постоянно изменяющимся условиям среды и целостностью соответствующего биоценоза. Адаптация предполагает согласованность внешних факторов и внутренней гомеостатической регуляции. В этом случае конкретный элемент активной среды, определяющий направление эволюции, предполагает следующую причинно-следственную поэтапность: усложнение → поддержание целостности биосистемы, связанное с согласованной работой двухуровневой регуляции посредством самоорганизации, → дальнейшее усложнение и т. д.

Если временной интервал оказывается недостаточным для формирования устойчивого состояния, биосистема может стать более уязвимой к изменению внешних факторов. Этот дисбаланс может быть нивелирован за счет формирования новых сопряженных внешних и внутренних регуляторных связей следующими способами [124]:

- повышением независимости организма от внешних условий путем поддержания внутреннего гомеостаза, например, постоянной температуры тела или градиента рН, что требует развития метаболизма и покровных тканей (этот фактор может работать только определенное время до следующего изменения среды);
- созданием адекватных изменившейся среде условий обитания или миграцией.

Если же система почему-либо в качестве приоритетных выделяет «внешние» регуляторные факторы, то и эта однонаправленность потребует от нее дальнейшего усложнения — вопрос в путях ее достижения и скорости эволюции. Поэтому самым рациональным путем достижения регуляторного баланса является согласованное развитие внутренних и внешних механизмов. Следует учитывать, что любое усложнение приводит к дальнейшей дифференциации блоков и, следовательно, к увеличению времени согласования между блоками и двумя регуляторными ветвями, поскольку, чем больше связей в системе (прямых и обратных, положительных и отрицательных), тем более адаптивна эта система и тем меньше случайных отклонений от стационарного состояния устойчивости. Таким образом, процесс усложнения и дифференциации становится автокаталитическим. Известно, что появление новых видов травоядных может стимулировать видообразование у хищников, а новый хищник стимулирует видообразование жертв. А согласованная «работа» организмов-симбионтов (паразитов и хозяев) также вызывает цепную реакцию дальнейшего видообразования. В координате времени описанный процесс может рассматриваться как автоколебательный.

Структурно-функциональное преобразование биосистем зачастую связано с самоускорением эволюционных процессов — автокатализом. Чем сложнее организм, тем выше вероятность еще большего усложнения потомков,

и тем более ускоренными темпами протекает эволюция. Увеличивается и скорость образования новых видов внутри сообществ: становление разнообразных форм адаптации у млекопитающих заняло значительно более короткий срок, чем у пресмыкающихся (дифференциация у пресмыкающихся заняла 100–110 млн лет, а у плацентарных млекопитающих — менее 40–50 млн лет). А рост биоразнообразия, в свою очередь, приводит к увеличению вероятности появления новых таксонов [142]. И определяющим фактором этого автокаталитического процесса на фоне конкуренции служит симбиоз, потому что, как мы уже писали ранее, конкуренцию целесообразно воспринимать в терминах близкодействия, а симбиоз — дальнего действия.

Подтверждением автокаталитического характера роста биоразнообразия стало исследование эволюции мухи *Rhagoletis pomonella*, которая за 150 лет «отпочковала» новый вид, стимулировавший, в свою очередь, процесс видообразования у наездников, паразитирующих на этих мухах [143]. Далее, по принципу обратной положительной связи, наездники стали катализировать видообразование у мух, заставляя их переходить на новую кормовую базу. До появления европейцев в восточной части США — родине мухи *Rhagoletis pomonella*, ее личинки развивались только в плодах боярышника. Субстратом для разделения вида на два стали привезенные колонистами в XVII в. саженцы яблонь. За прошедшие полтора века сформировались два вида мух — боярышниковая и яблонева, у которых почти отсутствует скрещивание (уровень гибридизации не превышает 4–6 %) и размножение происходит только на территории собственной кормовой базы. Паразитом мух *Rhagoletis* являются наездники *Diachasma alloeum*, при этом каждому виду мух соответствует свой вид паразитов. Третий участник сообщества — растения также могут вовлекаться в этот процесс (например, путем сдвига сроков цветения), избавляясь от вредителей. Таким образом, процесс видообразования сообщества идет по принципу цепной реакции с участием автокатализа. А поскольку порядка 20 % насекомых являются паразитами, можно сделать вывод относительно достаточного многообразия возможностей для автокатализа как формы самоорганизации биосистем.

Достаточно очевидно, что рост размеров организмов ограничивается не только условиями среды (например, содержанием кислорода в атмосфере), но и их структурно-функциональной организацией. Эукариоты, благодаря наличию более эффективного механизма передачи генетической информации, смогли позволить себе иметь клетки значительно большего размера, чем прокариоты. Кроме того, эукариоты обладали более совершенными системами регуляции работы генов, что позволило их клеткам за счет включения и выключения отдельных генов приобретать различные структурные модификации при неизменном геноме [144]. Размер «простых» клеток (1–3 мкм) имеет диффузионные ограничения и соответствующие скоростям преобразования метаболитов. В крупных эукариотических клетках (от микрометра до сантиметра) включаются специализированные ме-

хано-химические механизмы переноса протоплазмы/цитоплазмы (клетки водорослей; аксоны, дендриты нервных клеток).

В эволюции биосферы система «хищник — жертва» реализует принцип автокатализа, проявляющийся в поочередном увеличении размеров организмов разных групп. В общем случае эта система как регуляторный фактор не столько увеличивает размеры организмов и численность популяций, сколько, в конечном итоге, оптимизирует их. Опять-таки в пространственно-временном срезе.

К перечню положительных и отрицательных сторон увеличения размеров организмов можно отнести также соответствие размера организма энергетическим затратам и скорости вымирания вида. Большой размер организмов снижает риск стать жертвой хищника и уменьшает затраты энергии на единицу массы, поэтому минимальный размер млекопитающих ограничен интенсивностью удельного (в расчете на единицу массы) энергетического обмена [145]. С увеличением размера организмов возрастает вероятность вымирания вида — чем больше размеры тела, тем меньше плотность таксонов. Кроме того, у крупных видов с большей вероятностью накапливаются слабые мутации. А поскольку у млекопитающих численность популяции и масса тела связаны обратной зависимостью, крупные виды должны накапливать мутации быстрее, чем мелкие. Если эти мутации слабые (т. е. оказывают незначительное отрицательное или положительное воздействие), их накопление и закрепление у всей группы возможно только в результате случайности или генетического дрейфа (например, при прохождении через «бутылочное горлышко» малой численности). А в больших популяциях этому обстоятельству препятствует отбор, удаляющий отклонения от нормы [146].

Мелкие млекопитающие, характеризующиеся значительной величиной соотношения поверхность/объем, вынуждены, вследствие большой теплоотдачи, активно поглощать пищу (известный пример — мыши землеройки). В этом отношении заметное преимущество получают крупные теплокровные животные. Однако и здесь существуют ограничения, теперь уже механического характера. В «Диалоге о двух главнейших системах мира» Галилео Галилей (1632) высказал мысль о том, что изменение размеров системы изменяет ее свойства. Рассуждая о прочности балок зданий и костей животных, Галилей воспользовался образом гипотетической «собаки»: если галилеева собака станет в 2 раза выше, то, при сохранении пропорций, она станет в 8 раз больше и тяжелее. При этом прочность костей должна возрасти в 8 раз, но их сечение увеличится только в 4 раза (это сопоставление объема и поверхности, пропорциональных кубу и квадрату радиуса). Таким образом, при увеличении размеров животных появляются ограничения на размеры и необходимость в новых пропорциях.

Увеличение размеров не ограничивается только организменным уровнем. Диапазон размеров генома (от внутриклеточных бактерий с геномами

в 150–200 тыс. пар нуклеотидов до некоторых амёб с 700 млрд пар нуклеотидов) варьирует почти на 7 порядков. Удалось установить зависимость между уровнем организации организмов и размером генома в ходе эволюции биосферы [147]. В эволюции линии «прокариоты — млекопитающие», в которой наиболее полно проявилась тенденция к структурно-функциональному усложнению, выявлена прямая зависимость между уровнем организации и минимальным размером генома (МРГ). Динамика МРГ в этой линии хорошо описывается моделью гиперэкспоненциального роста (степенная экспонента), что позволяет предполагать наличие нелинейных обратных положительных связей, обеспечивающих ускорение роста МРГ. Гиперэкспоненциальный рост свидетельствует о том, что увеличение генома — автокаталитический процесс [147]. В основе автокатализа, предположительно, лежит формирование новых генов и регуляторных участков путем дупликации и перекомбинирования имеющихся функциональных участков: чем больше количество генов, тем больше набор возможных перекомбинаций их участков. Самый резкий скачок в увеличении минимального размера генома зафиксирован в позднем докембрии и раннем палеозое (600–540 млн лет назад), а максимальные темпы увеличения биоразнообразия или сложности иерархических уровней жизни — в конце мезозоя и в кайнозой (начиная примерно со 100 млн лет назад). Несмотря на то что скачок роста биоразнообразия в мезозое и кайнозой происходил в основном за счет сравнительно простых организмов (таких как моллюски и насекомые) и в меньшей степени за счет более сложных (костистых рыб, птиц и млекопитающих), этот факт дает возможность предположить, что рост генома мог способствовать росту биоразнообразия, предоставив дополнительные степени свободы для генетических комбинаций. В какой-то мере, размер генома связан обратной зависимостью с численностью популяции. В больших популяциях вероятность отсеивания слабавредных мутаций (считается, что большинство дупликаций участков ДНК являются слабавредными мутациями) растет, а в маленьких популяциях слабавредные дупликации и новые копии мобильных элементов могут накапливаться, увеличивая размер генома [147].

В целом данный автокаталитический процесс носит макроэволюционный характер, но в пределах таксонов рост генома может и не проявляться (так, в эволюции птиц и прокариот преобладающей тенденцией, по-видимому, было уменьшение, а не увеличение размера генома). Можно полагать, что сложным организмам присущ более высокий порог устойчивости, поскольку более богата зона адаптивных возможностей. Вместе с тем и вымирание таких видов происходит кооперативно, подобно фазовому переходу, вследствие разрушения в первую очередь информационных связей. А самые простые организмы также являются чрезвычайно устойчивыми, но уже по другой причине — из-за своей примитивности. По этой причине в случае природных катастроф более простые организмы служат предпосылкой нового витка эволюции. Одним из результатов эволюционной дифференциации и специализации биосферы было бы перма-

нентное повышение ее устойчивости за счет роста специализации видов, если бы в этот процесс не «вмешались» антропогенные процессы, скорости которых значительно превышают скорости естественных экосистемных процессов. Этим была существенно скорректирована биосферная устойчивость на стадии антропогенеза.

Сложность отдельных организмов возрастает не столько на уровне структур, сколько на уровне функциональных связей. Такие связи в отдельном организме обеспечивают гомеостазис и относительно узкий диапазон адаптационных возможностей. Сложность объединенных в биоценозы популяций обеспечивает не только стабильное их существование, но и устойчивую их коэволюцию. В первом случае это — предмет биофизики, во втором — эволюционного учения и экологии. В обоих случаях единство структуры и функций этих биологических систем ведет к совершенствованию саморегуляции через информационные потоки.

Эволюция вида «по признаку» наиболее заметна для исследователя и потому наиболее полно изучена. Устойчивость же самого вида в ходе приобретения новых признаков в широком понимании биологической целесообразности обретается им по мере усложнения и обогащения внутривидовых и межвидовых информационных коммуникаций. Система биологических коммуникаций усложнялась от молекулярных носителей информации, действующих на уровне биохимических сигналов и генетических дрейфов, к «нематериальным» поведенческим сигналам, формировались и осваивались пространства таксонов все большей размерности, обладающих большим числом степеней свободы в метаболизме и коммуникациях. При этом, как и во всех устойчиво развивающихся иерархически организованных системах, высший уровень не уничтожал удачные находки низшего, а творчески включал их в общую систему связей. Помимо энергетических, пищевых и химически опосредованных связей, важнейшую роль в биосфере играют информационные связи. Живые существа Земли освоили разные способы сенсорного канализирования информации — зрительные, звуковые, химические, электромагнитные каналы. Информационные сигналы выполняют важные регуляторные функции, содержат определенные сведения, но только при наличии кодирующего устройства и декодера эти сигналы становятся информацией и учитываются организмами. В иерархии биоценозов вещественно-энергетические взаимодействия системно подчинены взаимодействиям информационным.

Способы горизонтальной передачи информации с помощью «материальных» молекулярных, макромолекулярных, электрохимических носителей на клеточном уровне пополнялись в ходе эволюции возникновением новых сигнальных систем. Относительно «простые» информационные связи не исчезали по мере восхождения биосферы по иерархическим ступеням биологической эволюции, но естественным образом встраивались в новые каналы внутривидовых и межвидовых коммуникаций.

Известным примером информационных связей в биосфере могут служить явления снижения интенсивности размножения организмов при достижении популяциями чрезмерной плотности. Совсем не обязательно это явление обусловлено недостатком пищи или продуктным ингибированием отходами жизнедеятельности. Результаты исследований свидетельствуют, что снижение репродуктивной активности у млекопитающих или снижение яйценоскости у птиц происходит на уровне сенсорной регуляции вследствие «перенаселения» территории.

Человечество только сейчас на современном этапе своего развития осознает свой переход от материально-вещественного этапа своего развития к информационному. Но это всего-навсего инженерно-технологическое воплощение давнего перехода. Как биологический вид *Homo* стал *Sapiens* с того момента, когда научился лучше других воспринимать, преобразовывать и передавать сенсорную информацию. Сама же биосфера вошла в информационный мир уже на уровне одноклеточных организмов.

Известна *когнитивная система* человека, проявившаяся в его сознании как результат генетических особенностей, особенностей гормональной регуляции, психологических факторов, связанных с воспитанием, обучением и адаптацией. Гораздо меньше известно об особенностях этой системы у других организмов, например, «коллективного разума» муравейника [148]:

- Разведение муравьями тлей включает также защиту их от паразитов, хищников и конкурентов, освоение новых участков растений — кормовой базы тлей, строительство навесов для защиты от солнца в летний период и защиту от холода в зимний (на зиму уносят тлей-самок в муравейник). Поэтому в опекаемых колониях скорость развития и размножения тлей значительно выше, чем в «свободных» колониях тлей того же вида.
- Обустройство грибных плантаций сопровождается поддержанием необходимого плодородия почвы (муравьи постоянно обновляют грунт в грибнице) и борьбой с грибами-паразитами (муравьи используют мощные узкоспециализированные антибиотики, причем каждая семья муравьев культивирует сразу несколько штаммов полезных бактерий).
- Собираемость семян различных трав (корма) и хранение в специальных сухих хранилищах своих гнезд (например, после дождя семена выносят на поверхность и сушат).
- Строительство ловушек для насекомых, размеры которых часто многократно превосходят размеры «охотников» (из тонких волокон травянистого растения и «клея» — плесневого грибка — муравьи плетут кокон, в котором сотни рабочих муравьев ждут появления жертвы, а затем другие участники сообщества парализуют ее).
- Выращивание монокультур в амазонских джунглях (муравьи определенного вида, живущие в стволах деревьев, убивают ростки растений-

конкурентов, впрыскивая в их листья муравьиную кислоту), что способствует расширению муравьиного ареала.

- Обеспечение стабильного влажностного (ежедневно рабочие муравьи переносят сверху в глубь муравейника и наоборот до 4–6 млн хвоинок и веточек) и температурного режима в гнезде (теплопроводность стенок муравейника очень мала, поэтому весной для ускорения этого процесса муравьи прогреваются на солнце, в результате чего температура их тела повышается на 10–15 градусов, и затем согревают муравейник своим теплом).

Для осуществления вышеперечисленного муравьиному сообществу необходимо не только адекватно оценивать в каждый момент времени собственные потребности и состояние среды обитания, но и в соответствии с полученными знаниями ставить определенные задачи для поддержания гомеостаза и контролировать их выполнение. В достаточно простой схеме информация, поступающая от органов чувств, обрабатывается нервной системой и сравнивается с алгоритмом «ситуация — инстинктивный ответ на ситуацию». На новый уровень обработки информации организмам позволяет перейти наличие «элементарного интеллекта», что позволяет без наращивания «объемов» нервной системы практически неограниченно разнообразить поведение особи и сообщества. Учитывая многочисленность членов муравейника (до десятков и сотен тысяч), а также многообразие их деятельности и факторов среды, усложнение инстинктивного поведения (в этом случае потребовался бы нереально большой объем нервной системы) не способно решить все задачи, особенно в случае коллективного поведения. Для координации коллективной трудовой деятельности необходим уровень управления на порядки выше того, который достаточен при более простом инстинктивном поведении.

Нервная система муравья содержит всего около 500 тыс. нейронов (в мозге человека около 100 млрд нейронов), однако деятельность сообщества многопланова и переменна. Существует гипотеза, согласно которой сообщество коллективных насекомых управляется «распределенным мозгом», где каждый член сообщества является носителем специализированного «сегмента» этого мозга и программы автономного поведения в соответствии с ролью в сообществе. Но пока неясна природа системы управления «распределенным мозгом».

Для любой распределенной системы (согласно рассматриваемой гипотезе супермозг является разновидностью такой системы) одна из основных проблем — обеспечение надежности системы обработки информации. Программы и данные, которые ими обрабатываются, разбиты на множество сегментов, принадлежащих разным особям. Учитывая многочисленность семьи, малый срок жизни и большую вероятность гибели отдельных особей, даже при очень большой надежности работы каждого элемента, результирующая надежность всей системы невысока.

Любопытна с точки зрения гипотезы супермозга целесообразность существования «ленивых» муравьев (примерно 20 % муравьиной семьи практически не принимает участия в трудовой деятельности). Они не относятся к резерву «работников», поскольку при удалении части рабочих муравьев повышается производительность труда оставшихся «работников». Авторы исследования предположили, что именно «ленивые» муравьи являются носителями специализированных, особо важных сегментов распределенного мозга: выполняют функции поддержания целостности системы при гибели отдельных особей, собирают и обрабатывают информацию с сегментов нижнего уровня, обеспечивают правильную последовательность выполнения задач супермозга и т. д. Таким образом, освобождение от трудовой деятельности обеспечивает «ленивым» муравьям повышенную безопасность и надежность существования «супермозга».

Эволюционное наслаивание новых более высоких биосферных ярусов через бифуркации, по сути являющиеся революционными преобразованиями, обязательным образом включает в себя не столько количественное увеличение потоков информации, циркулирующих на данном уровне, сколько изменение ее качественного содержания. Новый уровень потому и новый, что приобретает «интеллектуальные устройства», способные не только воспринимать, создавать, кодировать и декодировать, передавать информацию, но, главное, перерабатывать, перекомпоновывать, преобразовывать информацию, создавая новое ее качество. И здесь работает диалектический принцип перехода количества в качество. Новое качество информации делает ее в значительной степени недоступной для особей нижележащих уровней. Более того, новое качество обрабатываемой информации дает возможность особям и популяциям более изолированно участвовать в конкурентной борьбе и, что еще важнее, возможность строить новые композиции альтруистических, симбиотических отношений внутри и между популяциями в биоценозах. На самом высоком уровне коллективная способность человека создавать абстрактные модели окружающего мира и анализировать их позволила создавать новое знание о Природе.

II. Цикличность постепенного и скачкообразного развития.

А. Л. Чижевский писал: «...правильная периодичность или повторяемость явлений в пространстве или во времени есть основное свойство мира, которым владеют одни и те же законы, распространяющиеся равно на все части природы...» [149].

За время биологической эволюции биосфера претерпела ряд преобразований, которые можно считать границами отдельных этапов жизни, сцепленных с природными катастрофами и климатическими изменениями. Эволюционный отбор значительно более эффективен при бифуркационных (скачкообразных) фенотипических изменениях в эволюционирующих системах. В эволюции биосферы на данный момент выявлены два принципиальных перехода в структурно-функциональном развитии организмов: от

прокариотов к эукариотам и от одноклеточных организмов к многоклеточным. Регуляторные же системы прокариот из-за особенностей их строения не могли развиваться дальше примитивного начального уровня. Фактически опять речь идет о том, что в первом случае открытая система сделала флуктуации гигантскими структурированными, а во втором — флуктуации (мутационные) способствовали исключительно совершенствованию видов на адаптационном уровне. Разумеется, формирование иерархической структуры также подразумевает появление и закрепление стабильных иерархических уровней и нестабильных промежутков между ними.

Со скачкообразным развитием связаны также рассмотренные нами ранее рост биоразнообразия, увеличение размеров организмов, отношение числа родов подвижных организмов к неподвижным (прикрепленным) и хищников к жертвам. Так, родовое разнообразие морских животных в целом росло, прерываясь периодами стазиса: низкий уровень в кембрии, резкий подъем в ордовике, великое вымирание на рубеже перми и триаса, рост в мезозое (триас – мел), великое вымирание на рубеже мел – палеоген и быстрый рост в кайнозое. Последний пик отличается существующими и поныне родами, и, несмотря на то что их численность (4000) составляет 1/9 от общего числа известных, именно они определяли быстрый рост разнообразия в мезозое и кайнозое [142].

Скорость вымирания родов, как и скорость их появления, колебалась около характерного времени средней продолжительности существования родов, отражающего их устойчивость. И чем моложе группы одновременно появившихся таксонов, тем выше в них смертность, поскольку они различны по степени устойчивости. По мере же старения этих групп доля устойчивых родов растет. В отличие от спокойных периодов, когда ограничителем роста биоразнообразия выступает устойчивая структура сообществ, в кризисные периоды рост биоразнообразия ускоряется, поэтому динамика этой устойчивости в ходе эволюции биосферы носила ступенчатый характер [142].

В эволюции животных как иерархического уровня биосферы можно выделить несколько основных направлений развития общих адаптаций [147]:

- возникновение многоклеточности и, как следствие, ускорение дифференцирования и специализации систем органов (увеличивается поле возможных траекторий развития);
- возникновение твердого скелета (наружного — у членистоногих и внутреннего — у позвоночных);
- развитие центральной нервной системы по двум эволюционным путям: у позвоночных — развитие головного мозга, основанного на обучении и условных рефлексах; у насекомых — развитие нервной системы, связанное с наследственным закреплением оптимального набора реакций, составляющих инстинкты;
- развитие социальных форм поведения, включая когнитивные системы обратных связей в сообществах.

Чем сложнее система, тем больше у нее степеней свободы и тем больше у организмов возможностей к адаптации и эволюции в целом. Поэтому скорость адаптивных изменений организмов в ходе эволюционного отбора связана не только с параметрами среды, но и с характеристиками самих таксонов. (Э. Майер утверждал, что «система корреляций и обратных связей» вида/популяции «часто столь хорошо интегрирована, что с поразительным упорством противостоит изменениям» [26].) Так, более высокой скоростью отличается эволюция таксонов, для которых характерны быстрая смена поколений, высокий уровень размножения и значительная численность. В то же время палеонтологические данные свидетельствуют о том, что быстрее эволюционируют млекопитающие, а медленнее одноклеточные (в настоящее время известно более 1,5 тыс. видов насекомых и клещей, морфологически неотличимых от современных, тогда как таксоны млекопитающих не отличаются подобным долгожительством) [150].

Со времени появления жизни на Земле максимальный размер живых организмов увеличился на 16 порядков. Эти переходы относятся, в основном, к двум относительно коротким периодам: около 1,9 млрд лет назад (вскоре после появления эукариотов) и 0,6–0,45 млрд лет назад (вскоре после появления многоклеточных организмов). Суммарная продолжительность этих периодов не превышает 20 % от общего времени существования жизни на Земле. Оба периода примерно совпадают по времени со скачками роста концентрации в атмосфере кислорода.

Цикличность процесса биологической эволюции прослеживается в ходе отбора также посредством череды дивергенций и конвергенций приобретаемых признаков. По всей вероятности, изменения на уровне ДНК, происходящие в течение медленных периодов, менее связаны со значительными морфологическими изменениями, по сравнению с быстрыми изменениями генома в периоды видообразования. Иными словами, можно предположить, что на морфологическом уровне более значима прерывистая составляющая биологической эволюции, а на молекулярном — градуалистическая. И эта закономерность подтверждается данными палеонтологической летописи [151]. По-видимому, мы можем говорить о самонастраивающемся оптимальном распределении темпов биологической эволюции.

В скачкообразной цикличности эволюции биосферы проявляется ее способность к самоорганизации, т. е. к образованию пространственно-временных структур в неравновесных условиях. Эти системы, проходя через точки бифуркации, недетерминированным образом «выбирают» тот или иной путь эволюции (размеров, численности, видообразования и др.). В этих скачках и ступенях ярко проявились многочисленные внешние геосферные и внутренние биосферные ограничения, сдерживавшие эволюцию. Для того чтобы прорваться через очередную эволюционную преграду, биосфере порой требовались сотни миллионов лет. Затем наступал новый период стремительного развития.

III. Параллелизмы в эволюции.

К важнейшим источникам и составным частям параллелизмов в биологической эволюции следует отнести:

- принципиальное сходство в строении основных типов биоценозов и наборов экологических ниш в разных сообществах;
- сходная изменчивость предопределяет сходство эволюционных изменений у разных групп, а ограниченное число возможных траекторий ограничивает и число возможных путей эволюционного развития;
- строение организма как системы, обладающей сложной структурой, во многом предопределяет пути его возможных эволюционных изменений;
- закономерности вавилонских рядов — система, состоящая из взаимосвязанных элементов, может существовать в различных устойчивых состояниях, переходя из одного в другое, но число этих состояний ограничено, а их характер определяется свойствами элементов и структурой их взаимодействий.

Во многих случаях переход на более высокий структурно-функциональный уровень происходит в нескольких эволюционных линиях, развивающихся параллельно. При этом прогрессивные признаки, из которых складывается «ароморфоз», чаще всего появляются в этих линиях параллельно, а иногда, постепенно накапливаясь, проявляются в одной или нескольких линиях. Большую роль в крупных эволюционных перестройках могут играть мутации регуляторных генов, в частности гомеозисные мутации, в результате которых свойства одних сегментов проявляются у других. Возможно, не обошлось здесь и без горизонтального межвидового обмена генами (такой перенос на больших временных интервалах могли осуществлять вирусы).

Отбор может реализовать лишь очень небольшую часть из общего числа допустимых «мутационных траекторий». А это означает, что эволюции на молекулярном уровне свойственна высокая повторяемость и параллелизм: эволюция организмов и таксонов независимо друг от друга движется по параллельным эволюционным траекториям, и ограниченность числа этих траекторий делает эволюцию в достаточной степени предопределенной.

IV. Блочность.

По своему существу эволюция систем есть последовательная череда событий, сцепленных причинно-следственными связями. Флуктуации приводят к изменению отдельных блоков, входящих в сообщества и биогеоценозы, что способствует переходу системы на следующий уровень структурно-функциональной организации. В то же время перестраиваются и реакции организмов на изменения среды, что повышает эволюционную пластичность и фенотипическую адаптивность организмов и таксонов.

Одним из проявлений флуктуаций и бифуркаций является дублирование генетического материала, расширяющее возможности организмов в ходе эволюции. Идея конвариантной дупликации генов как важнейшего источника стабильности и эволюции биосферы впервые была высказана **Н. К. Кольцовым** и впоследствии независимо **Дж. Холдейном**. Существует представление о том, что появление новых функций в результате дупликации может осуществляться посредством дупликации фрагментов ДНК и ретродупликации и идти двумя путями в зависимости от количества выполняемых геном функций [152]. Если ген отвечает за одну функцию, то после дублирования одна копия, вероятнее всего, под действием стабилизирующего отбора останется неизменной, а вторая под действием направленного отбора начнет накапливать случайные мутации, каждая из которых может оказаться полезной, и в результате приобретет новую функцию — родственную первоначальной. Если ген выполняет в организме более одной функции, что характерно для многих генов, полученная мутация сможет сохраниться лишь при условии ее полезности и для других функций, поскольку границы изменчивости, в основном, определяются апробированными в ходе эволюции блоками. В этом случае дупликация увеличивает вероятность разделения функций между копиями, которые подвергаются направленному отбору. В последнем варианте повышается вероятность сохранения копий с новыми функциями. Разные копии одного и того же гена, приобретая разные функции, повышают приспособляемость вида. Так, геномные дупликации у предков позвоночных стали важной предпосылкой для последующей эволюции по пути усложнения организмов. До тех пор пока обе копии гена не начнут выполнять в организме разные функции, естественный отбор не может отсеять один из них, поэтому обычно после полногеномной дупликации сохраняются лишь некоторые новые гены.

Сравнение генома самого примитивного представителя типа хордовых — ланцетника с геномами других животных подтвердило гипотезу о том, что на начальном этапе эволюции позвоночных произошли две полногеномные дупликации, что привело к увеличению всего генома в 4 раза. Такая же полногеномная дупликация произошла, например, 350 млн лет назад у предков костистых рыб и 40 млн лет назад в одной из групп лягушек. Ланцетникам присущ очень высокий уровень генетического полиморфизма, что, вероятно, объясняется их высокой численностью в течение долгого исторического времени. Размер генома ланцетника составляет 520 млн пар нуклеотидов (примерно в 6 раз меньше, чем у человека) и содержит около 21,9 тыс. белок-кодирующих генов (у человека около 25 тыс.), его мобильные генетические элементы составляют 30 % генома (у человека — более 50 %). Дупликации генома ланцетника произошли уже после того, как от общего эволюционного ствола хордовых отделились предки ланцетников и оболочников, геномы которых не только не возросли в 4 раза, но даже не удвоились. Ланцетники сохранили копии примерно 20–25 % ге-

нов, среди которых резко повышена доля генов-регуляторов активности других генов, участвующих в деятельности нервной системы, регуляции эмбрионального развития и передаче разнообразных сигналов [153].

По-видимому, следует отказаться от классического линейного представления об исключительной роли случайной изменчивости. В изменчивости очень велика роль повторов, которые не только локализируют изменчивость, но служат внутренним источником дублирования генетического материала. Иерархический комбинаторный источник изменчивости, с одной стороны, неисчерпаем, поскольку блочная эволюция затрагивает все уровни структуры и по вертикали, и по горизонтали. А с другой стороны, он не связан с полным перебором всех возможных последовательностей, поскольку ограничен «надежными» элементами и блоками.

V. Комплементарность симбиоза и конкуренции.

В борьбе за существование побеждает сильнейший — так считалось с момента появления теории Чарльза Дарвина, поэтому традиционно движущей силой эволюции было принято считать конкуренцию, в первую очередь конкуренцию за ресурсы. На сегодня выделен еще один не менее мощный двигатель эволюции — симбиоз или взаимовыгодное сотрудничество не только родственных, но и абсолютно разных организмов, который взял на себя важные функции качественного усложнения организации животных и растительных сообществ. Причем именно сочетание этих противоположных взаимоотношений в трофических сетях не только повышает устойчивость конкретных сообществ, но и посредством дифференцированного и более полного использования ресурсов (как биотических, так и абиотических) содействует росту биоразнообразия.

Примеров взаимополезного диалектического единства противоположностей — симбиоза и конкуренции — множество, и все они говорят в пользу не ветвей в эволюции, а, скорее, трехмерных сетей. Считается, что развитие цветковых растений и насекомых — это прекрасный пример коэволюции, но оказалось, что эта форма сопряженной эволюции зародилась еще до появления цветковых. Изучение ископаемых скорпионниц (отряд насекомых с полным превращением — глубокой перестройкой внутреннего и внешнего строения организма на протяжении его жизни), которые обитали около 165–160 млн лет назад, во время господства голосеменных, показало, что эти насекомые участвовали в опылении растений. Цветковые растения приобрели насекомых-опылителей, а насекомые-опылители получили взамен расширение адаптивных зон. Но, как выяснилось, приспособления для переноса пыльцы и питания нектаром насекомые приобрели еще до того, как появились цветки. Подавляющее большинство чрезвычайно распространенных в мезозое скорпионниц тоже употребляли в пищу исключительно растительные соки. Как и их современники, а также представители двукрылых, сетчатокрылых и чешуекрылых, они обладали сосущим ротовым аппаратом — на

передней части головы хоботок, конец которого расширен. Такая форма ротового аппарата приспособлена для питания растительными соками и нектаром, содержащимися в цветках покрытосеменных или фруктификациях голосеменных. И, согласно разработанной авторами цитируемой статьи гипотезе, это приспособление было адаптивной реакцией насекомых в период бурного развития голосеменных в юрском периоде. А с появлением цветковых появились новые более совершенные группы насекомых-опылителей, которые вытеснили своих предшественников [154].

VI. Прогрессивный характер эволюции.

Честь первооткрывателя прогрессивного характера биологической эволюции принадлежит **Ж. Б. Ламарку**, рассматривавшему ее как проявление «имманентных» свойств организмов, изначально заложенных в них Творцом [155]. Это идеалистическое понимание вполне материалистического процесса разделяли **К. фон Бэр**, **Г. Ф. Осборн**, **Э. Коп**, **П. Тейяр де Шарден** и многие другие выдающиеся последователи Ламарка. Основы современных представлений об эволюционном прогрессе были заложены **А. Н. Северцовым**, отмечавшим необходимость разграничения понятий «биологического» и «морфофизиологического» прогресса (биологический прогресс — успех группы организмов в борьбе за существование, а морфофизиологический прогресс — качественное усложнение и усовершенствование организации таксонов в ходе биологической эволюции) [156]. В настоящее время большинство ученых определяет эволюционный прогресс как биологическую эволюцию от «простого» к «сложному». Сразу же отметим, что «простыми» и «сложными» могут быть статика и динамика, структура и функции живых систем, и эти состояния далеко не всегда совпадают. Отсюда перманентная неоднозначность и субъективность нашего восприятия прогрессивности эволюции. В аналогичной интерпретации с физико-химическим налетом говорится о борьбе с энтропией. Обе эти характеристики являются интегральными и не могут отражать флуктуационный характер прогрессивного развития через бифуркации.

Эволюционный прогресс характеризуется:

- 1) поступательным и направленным характером;
- 2) сопряженным и неравномерным характером эволюции таксонов, входящих в биоценозы;
- 3) усложнением и дифференциацией основных филогенетических линий, приводящими к ускорению эволюционного процесса и одновременно к его необратимости;
- 4) формированием все более гибких форм реагирования организмов на изменения внешней среды.

Построенная на представлениях о бифуркациях *идея прогрессивной эволюции* предполагает движение биологических систем по «удачной» ветви

после очередной бифуркации. В точке бифуркации, как мы уже говорили, система «забывает» свою историю, и вернуться через нее для перехода на другую ветвь, в принципе, невозможно. Будет другая бифуркация и другая ветвь. Системе можно только вновь обрести подобие искомой или пройденной ситуации. В этом как раз и состоит смысл единства двух противоположностей — прогресса и необратимости в эволюции (в соответствии с *законом необратимости Л. Доло*). С физической точки зрения мы имеем дело с кинетической необратимостью. Термодинамическая необратимость проявляется в макроэволюции, а кинетическая — в микроэволюции.

Считается, что, с одной стороны, «прогрессивная эволюция — это создание в ходе ее процесса все более и более организованных, сложных, целенаправленных структур» [87]. А с другой стороны, биологическая эволюция как высшее проявление развития жизни на Земле осознанной и сформулированной цели не имеет. По нашему же мнению, «цель» прогрессивной эволюции — это не структура, которая всегда конкретна, а обусловленная структурой широкая возможность осуществлять большое количество «полезных» для нее приспособительных действий и контактов, обеспечивающих устойчивость. Структура биологических систем и их функции едины, но разнесены в пространстве и времени. Отбор ориентируется на функции, дискриминация происходит в сфере динамики, а не статики, закрепляясь в циклах обратных связей и консервируясь в структурах.

Можно полагать, что критерий прогрессивности в самом общем виде может быть выражен через понятие устойчивости или устойчивого развития экосистемы, биоценоза или таксона. Иными словами, развивающаяся система становится прогрессивной, лишь попав на устойчивую траекторию развития в пространстве конкретных био-гео-климатических условий и в соответствующем временном интервале.

Литература

1. *Войткевич Г. В.* Возникновение и развитие жизни на Земле / Под ред. А. И. Перельмана. М.: Наука, 1988. 144 с.
2. *Claudia Huber and Günter Wächtershäuser.* α -Hydroxy and α -Amino Acids Under Possible Hadean, Volcanic Origin-of-Life Conditions // *Science*. 2006. Vol. 314. P. 630–632.
3. Глобальные изменения природной среды-2001 / Глав. ред. Н. Л. Добрецов, В. И. Коваленко. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2001. 373 с.
4. Методы гидрохимических исследований океана: [руководство] / Иваненков В. Н., Романкевич Е. А., Бруевич С. В., и др. М.: Наука, 1978. 271 с.
5. *Добровольский В. В.* Биогеохимия мировой суши // *Избранные труды*. Т. III. Научный мир, 2009. 440 с.
6. *Delsemme A. H.* 1991. Natura and history of the organic compounds in comets: An astrophysical view. In *comets in the Post-Halley Era* (R. I. Newburn, M. Neugebauer, and J. Rahe, Eds.). Kluwer Academic, Dordrecht, 1991. Vol. 1, pp. 377–428.

7. *Keppler F. et al.* Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions // *Nature*. 2006. Vol. 439. P. 187–191.
8. *Lambert F., Delmonte B., Petit J. R., Bigler M., Kaufmann P. R., Hutterli M. A., Stocker T. F., Ruth U., Steffensen J. P., Maggi V.* Dust-climate couplings over the past 800,000 years from the EPICA Dome C ice core // *Nature*. 2008. Vol. 452. P. 616–619.
9. *Виноградов А. П.* Химическая эволюция Земли. М., 1959. 246 с.
10. *Иванов В. А., Показеев К. В., Шрейдер А. А.* Основы океанологии: Учебное пособие. СПб.: Лань, 2008. 576 с.
11. *Вернадский В. И.* Химическое строение Биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 2001. 376 с.
12. *Лисицын А. П.* Процессы океанской седиментации. М.: Наука, 1978. С. 392.
13. *Розанов А. Ю., Федонкин М. А.* Проблема первичного биотопа эвкариот // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 25–32.
14. *Гусев М. В., Минеева Л. А.* Микробиология. М.: Изд-во Московского университета, 2004. 448 с.
15. *Тихонов А. Н.* Трансформация энергии в хлоропластах — энергопреобразующих органеллах растительной клетки // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 4. С. 24–32.
16. *Ivlev A. A., Igamberliev A. Y., Dubinsky A. Yu.* Isotopic composition of carbon metabolites oscillations in the courts of photo synthesis // *Biophysics*. 2004. Vol. 49. Suppl. P. 3–16.
17. *Руттен М.* Происхождение жизни. М.: Мир, 1978. 471 с.; *Флинт Р. В.* История Земли. М.: Прогресс, 1978. 349 с.
18. *Hayes J. M., Popp B. N., Takigiku R., Johnson M. W.* An isotopic study of biogeochemical relationships between carbonates and organic carbon in the Greenhorn Formation // *Geochim et Cosm. Asta*. 1989. Vol. 53. P. 2961–2972.
19. *Mackenzie E. T., Pigott J. D.* Tectonic control of Phanerozoic sedimentary rock cycling // *J. Geol. Soc. London*. 1981. Vol. 138. P. 183–196.
20. *Ивлев А. А.* Связь эволюции фотосинтеза с геологической историей Земли: Монография. М.: Изд-во РГАУ — МСХА имени К. А. Тимирязева, 2009. 75 с.
21. *Farguhar G. D., Catmmerer R. A., Berry J. A.* A biocamical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C sptcies // *Planta*. 1980. Vol. 140. P. 78–90.
22. *Заварзин Г. А.* Становление биосферы // *Вестн. РАН*. 2001. Т. 71. № 11. С. 988–1001.
23. *Заварзин Г. А.* Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 193 с.
24. *Заварзин Г. А.* Становление системы биогеохимических циклов // *Палеонтологический журнал*. 2003. № 6. С. 16–24.
25. *Гиляров А. М.* Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
26. *Майер Э.* Популяция, виды и эволюция: Пер. с англ. М., 1974. 460 с.
27. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В.* Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.
28. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
29. *Борисов Л. Б.* Медицинская микробиология, вирусология и иммунология. МИА, 2005. С. 154–156.

30. *Maud C. O. Ferrari, Grant E. Brown, François Messier, Douglas P. Chivers.* Threat-sensitive generalization of predator recognition by larval amphibians // Behavioral Ecology and Sociobiology. Advance online publication. May 27, 2009.
31. *Sebastian A. Baldauf, Harald Kullmann, Stefanie H. Schroth, Timo Thünken, Theo C. M. Bakker.* You can't always get what you want: size assortative mating by mutual mate choice as a resolution of sexual conflict // BMC Evolutionary biology. Advance online publication 10 June 2009.
32. *Даревский И. С.* Эволюция и экология партеногенетического размножения у пресмыкающихся // Современные проблемы теории эволюции. М., 1993. С. 89–109.
33. *Phillip Watts, Kevin R. Buley, Stephanie Sanderson, Wayne Boardman, Claudio Ciofi, Richard Gibson.* Parthenogenesis in Komodo dragons // Nature. 2006. Vol. 444. P. 1021–1022.
34. *Levi T. Morran, Michelle D. Parmenter, Patrick C. Phillips.* Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization // Nature. Advance online publication 21 October 2009.
35. *Patrick Bateson.* Sexual imprinting and optimal outbreeding // Nature. 1978. Vol. 273. P. 659–660.
36. *Natalia N. Pouchkina-Stantcheva, Brian M. McGee, Chiara Boschetti, Dimitri Tolerer, Sohini Chakrabortee, Antoaneta V. Popova, Filip Meersman, David Machelrel, Dirk K. Hinch, Alan Tunnacliffe.* Functional Divergence of Former Alleles in an Ancient Asexual Invertebrate // Science. 2007. Vol. 318. P. 268–27.
37. *Pedro Cermeño, Paul G. Falkowski.* Controls on Diatom Biogeography in the Ocean // Science. 2009. Vol. 325. P. 1539–1541; *Pedro Cermeño, Paul G. Falkowski.* Controls on Diatom Biogeography in the Ocean // Science. 2009. Vol. 325. P. 1539–1541.
38. *Роговин К. А., Мошкин М. П.* Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. Т. 68. 2007. № 4. С. 244–267.
39. *Тимофеев-Ресовский Н. В.* Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса // Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 3.
40. *MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ., 1967. P. 353–356.
41. *Раменский Л. Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб., 1910. Вып. 7. С. 389–390.
42. *Grime J. P.* Plant strategy theories: a comment on Craine // Journal of Ecology. 2005. 95. 227–230.
43. *Dana Blumenthal, Charles E. Mitchell, Petr Pyšek, Vojtěch Jarošík.* Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2009. Vol. 106. P. 7899–7904.
44. *Klironomos J. N.* // Nature. 2002. Vol. 417. № 6885. P. 670–700.
45. *Jamie Voyles et al.* Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines // Science. 23 October 2009. Vol. 326. P. 582–585.

46. *Elizabeth Pennisi*. Amphibian decline: Life and death play out on the skins of frogs // *Science*. 23 October 2009. Vol. 326. P. 507–508.
47. *Уваров Б. П.* Саранчевые Европейской части СССР и Западной Сибири. М., 1925. 187 с.
48. *Michael L. Anstey, Stephen M. Rogers, Swidbert R. Ott, Malcolm Burrows, Stephen J. Simpson*. Serotonin mediates behavioral gregarization underlying swarm formation in desert locusts // *Science*. 2009. Vol. 323. P. 627–630.
49. *Грант В.* Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 448 с.
50. *Шноль С. Э.* Биологические часы (краткий обзор хода исследований и современного состояния проблемы биологических часов) // Соросовский образовательный журнал. Биология. 1996. № 7.
51. *Peter G. Ryan, Paulette Bloomer, Coleen L. Moloney, Tyron J. Grant, Wayne Delport*. Ecological Speciation in South Atlantic Island Finches // *Science*. 2007. Vol. 315. P. 1420–1423.
52. *Millien V.* Morphological Evolution Is Accelerated among Island Mammals // *PLoS Biol*. 2006. 4 (10): e321.
53. *Markov A. V., Lazebny O. E., Goryacheva I. I., Antipin M. I., Kulikov A. M.* Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster* // *Animal Behaviour*. 2009.
54. *Проворов Н. А., Долгих Е. А.* Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза. Журнал общей биологии. Т. 67. 2006. № 6. С. 403–422.
55. *Кларк Д., Рассел Л.* Молекулярная биология: простой и занимательный подход / Пер с англ.: Изд. 2. М.: ЗАО «Компания КОИД», 2004. 472 с.
56. *Северин Е. С., Алейникова Т. Л., Осипов Е. В., Силаева С. А.* Биологическая химия. М.: ООО «МИА», 2008. 368 с.
57. *Yuichi Hongoh, Vineet K. Sharma, Tulika Prakash, et al.* Genome of an Endosymbiont Coupling N₂ Fixation to Cellulolysis Within Protist Cells in Termite Gut // *Science*. 2008. Vol. 322. P. 1108–1109.
58. *Takahiro Hosokawa, Yoshitomo Kikuchi, Naruo Nikoh, Masakazu Shimada, Takema Fukatsu*. Strict Host-Symbiont Cospeciation and Reductive Genome Evolution in Insect Gut Bacteria // *PLoS Biology*. 2006. Vol. 4. Issue 10.
59. *Dunbar H. E., Wilson A. C. C., Ferguson N. R., Moran N. A.* Aphid Thermal Tolerance Is Governed by a Point Mutation in Bacterial Symbionts // *PLoS Biol*. 2007. 5(5): e96 doi:10.1371/journal.pbio.0050096.
60. *Luis M. Márquez, Regina S. Redman, Russell J. Rodriguez, Marilyn J. Roossinck*. A Virus in a Fungus in a Plant: Three-Way Symbiosis Required for Thermal Tolerance // *Science*. 2007. Vol. 315. P. 513–515.
61. *Todd M. Palmer et al.* Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna // *Science*. 2008. Vol. 319. P. 192–195.
62. *Michiel Vos, Philip J. Birkett, Elizabeth Birch, Robert I. Griffiths, Angus Buckling*. Local Adaptation of Bacteriophages to Their Bacterial Hosts in Soil // *Science*. 2009. Vol. 325. P. 833. DOI: 10.1126/science.1174173.
63. *Горячева И. И.* Бактерии рода *Wolbachia* — репродуктивные паразиты членистоногих // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124. № 3. С. 246–259.

64. *Захаров И. А., Горячева И. И., Шайкевич Е. В. и др.* *Wolbachia*, новый бактериальный агент, вызывающий изменение соотношения полов у двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. // Генетика. 2000. Т. 36. № 4. С. 482–486.
65. *Andrea D. Nussbaumer, Charles R. Fisher, Monika Bright*. Horizontal endosymbiont transmission in hydrothermal vent tubeworms // *Nature*. 2006. Vol. 441. P. 345–348.
66. *Currie C. C., Poulsen M., Mendenhall J., Boomsma J., Billen J.* Coevolved Crypts and Exocrine Glands Support Mutualistic Bacteria in Fungus-Growing Ants // *Science*. 2006. Vol. 311. P. 81–83.
67. *Jarrod J. Scott, Dong-Chan Oh, M. Cetin Yuceer, Kier D. Klepzig, Jon Clardy, Cameron R. Currie*. Bacterial Protection of Beetle-Fungus Mutualism // *Science*. 2008. Vol. 322. P. 63.
68. *Kerry M. Oliver, Patrick H. Degnan, Martha S. Hunter, Nancy A. Moran*. Bacteriophages Encode Factors Required for Protection in a Symbiotic Mutualism // *Science*. 2009. Vol. 325. P. 992–994.
69. *Annie Bézier et al.* Polydnviruses of Braconid Wasps Derive from an Ancestral Nudivirus // *Science*. 2009. Vol. 323. P. 926–930.
70. *Kern Reeve H., Bert Hölldobler*. The emergence of a superorganism through intergroup competition // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 10.1073/pnas.0703466104. Published online before print May 21, 2007.
71. *Jeremy Field, Adam Cronin, Catherine Bridge*. Future fitness and helping in social queues // *Nature*. 2006. Vol. 441. P. 214–217.
72. *Ellermeier C. D., Hobbs E. C., Gonzalez-Pastor J. E., Losick R.* A Three-Protein Signaling Pathway Governing Immunity to a Bacterial Cannibalism Toxin // *Cell*. 2006. 124. 549–559.
73. *Nicholas C. Makris, Purnima Ratilal, Srinivasan Jagannathan, Zheng Gong, Mark Andrews, Ioannis Bertsatos, Olav Rune Godø, Redwood W. Nero, J. Michael Jech*. Critical Population Density Triggers Rapid Formation of Vast Oceanic Fish Shoals // *Science*. 2009. Vol. 323. P. 1734–1737.
74. *Alexander V. Markov*. Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // *Paleobiology*. 2009. Vol. 35. P. 231–250.
75. *Грабовский В. И.* Пространственно-этологическая структура популяций московских ворон // Тезисы докл. VI Всесоюз. орнитологическая конференция: «Экология и охрана птиц». Кишинев: Штиинца, 1981. С. 62.
76. *Harpole W. S., Tilman D.* Grassland species loss resulting from reduced niche dimension // *Nature*. 2007. Vol. 446. P. 791–793.
77. *Ugo Bastolla, Miguel A. Fortuna, Alberto Pascual-García, Antonio Ferrera, Bartolo Luque, Jordi Bascompte*. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity // *Nature*. 2009. Vol. 458. P. 1018–1020.
78. *George Sugihara, Hao Ye*. Complex systems: Cooperative network dynamics // *Nature*. 2009. Vol. 458. P. 979–980.
79. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции, сообщества. В 2 т. Т. 1. / Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 667 с.
80. *Докинз Р.* Расширенный фенотип: длинная рука гена. Пер. с англ. М.: Астрель, CORPUS, 2010. 510 с.

81. *John M. Fryxell, Anna Mosser, Anthony R. E. Sinclair, Craig Packer.* Group formation stabilizes predator-prey dynamics // *Nature*. 2007. Vol. 449. P. 1041–1043.
82. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. С. 222–232.
83. *Раутиан А. С., Сенников А. Г.* Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: Издание Палеонтологического института, 2001. С. 29–46.
84. *Hubbell S. P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2001. 375 p.
85. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности: Пер. с англ. М.: Мир, 1985. 394 с.
86. *Макфедьен Э.* Экология животных: Пер. с англ. М., 1965; *King J. L., Jukes T. H.* Non-Darwinian evolution // *Science*. 1969. Т. 164. С. 788–798.
87. *Блюменфельд Л. А.* Решаемые и нерешаемые проблемы биологической физики. М.: URSS, 2010. 160 с.
88. *Иорданский Н. Н.* Эволюция жизни. М.: Академия, 2001. 425 с.
89. *Марков А. В.* и др. Макроэволюция в живой природе и обществе. М.: URSS, 2008. 247 с.
90. *Ратнер В. А.* Внешние и внутренние факторы и ограничения молекулярной эволюции // Современные проблемы теории Эволюции / Под ред. Л. П. Тараринова. М.: Наука, 1993.
91. *Воронцов Н. Н.* Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всес. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25. № 3. С. 293–312.
92. *Четвериков С. С.* О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журнал экспериментальной биологии. 1926. Т. 2. № 1.
93. *Mark Pagel, Chris Venditti, Andrew Meade.* Large Punctuational Contribution of Speciation to Evolutionary Divergence at the Molecular Level // *Science*. 2006. Vol. 314. P. 119–121.
94. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с.
95. *Шишкин М. А.* Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 142–169.
96. *Шишкин М. А.* Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.
97. *Поздняков А. А.* Критика эпигенетической теории эволюции // *Общая биология*. 2009. Т. 70. № 5. С. 383–395.
98. *Берг Л. С.* Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л., 1977. 387 с.
99. *Расницын А. П.* Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского энтомологического общества. Т. 73. СПб., 2002. 107 с.
100. *Курочкин Е. Н.* О четырехкрылом динозавре и происхождении птиц // *Природа*. 2004. № 5. С. 3–12.
101. *Красилов В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

102. *Марков А.* Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель; CORPUS, 2010. 527 с.
103. *Северцов А. С.* Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
104. *Haldane J. B. S.* The Cost of Natural Selection // *J. Genet.* 1957. 55:511–524.
105. *Daniel M. Weinreich, Nigel F. Delaney, Mark A. DePristo, Daniel L. Hartl.* Darwinian Evolution Can Follow Only Very Few Mutational Paths to Fitter Proteins // *Science*. 2006. Vol. 312. P. 111–114.
106. *David L. Des Marais, Mark D. Rausher.* Escape from adaptive conflict after duplication in an anthocyanin pathway gene // *Nature*. Advance online publication 25 June 2008.
107. *Шноль С. Э.* Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука, 1979. 250 с.
108. *Щербаков В. П.* Эволюция как сопротивление энтропии // *Экология и жизнь*. 2008. № 10. С. 48–55.
109. *Умов Н. А.* Физико-механическая модель живой материи (речь, 1901) // Собрание сочинений профессора Н. А. Умова. Т. 3. М.: Изд. Императорского московского общества испытателей природы. 1916. С. 184–200.
110. Новый энциклопедический словарь. М.: Научное издательство «Большая Российская энциклопедия»; Рипол Классик, 2001. 1455 с.
111. *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений / Под ред. Н. И. Вавилова. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935.
112. *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
113. *Джейкобс Дж., Натан Дж.* Эволюция цветового зрения у приматов / В мире науки. 2009. № 6. С. 34–39.
114. Pattern of the Divergence of Olfactory Receptor Genes during Tetrapod Evolution // *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3. P. e2385.
115. *Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма: 2 изд. Л., 1969.
116. *Кювье Ж.* Рассуждение о переворотах на поверхности Земного шара : Пер. с фр. М.: Гос. изд. биологической и медицинской литературы, 1937.
117. *Wilson E. O.* The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts, 1971
118. *Peter Vrsanaky.* Cockroach as the Earliest Eusocial Animal // *Acta Geologica Sinica*. 2010. Vol. 84. Issue 4. P. 793–808.
119. *Доккинз Р.* Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993. 317 с.
120. *Wilson E. Os.* Sociobiology: The New Synthesis 1975. Harvard University Press, 2000. (Twenty-fifth Anniversary Edition. ISBN 0-674-00089-7).
121. *Клеценко Е.* Групповой отбор возвращается? // *Химия и жизнь*. 2008. № 5. С. 48–53.
122. *Смит Дж.* Математические идеи в биологии / Пер. с англ. А. Д. Базыкина. М.: Мир, 1970. 180 с.
123. *Paul B. Rainey.* // *Nature*. 2007. Т. 446. С. 616.
124. *Марков А. В.* Сотрудничество в эволюции // *Экология и жизнь*. 2009. № 7–8.

125. *Martin A. Nowak, Corina E. Tarnita, Edward O. Wilson.* The evolution of eusociality // *Nature*. 2010. Vol. 466. P. 1057–1062.
126. *Гуттман Б., Гриффите Э., Сукузи Д. и др.* Генетика: Пер. с англ. 2004. 324 с.
127. По материалам ScienceDaily: DNA Sequence Itself Influences Mutation Rate, New Research Indicates. <http://vechnayamolodost.ru>.
128. *Lia Rosso, Ana Claudia Marques, Manuela Weier, Nelle Lambert, Marie-Alexandra Lambot, Pierre Vanderhaeghen, Henrik Kaessmann.* Birth and Rapid Subcellular Adaptation of a Hominoid-Specific CDC₁₄ Protein // *PLoS Biology*. 2008. Vol. 6. P. e140.
129. *Nature Genetics*. 2005. Т. 37. № 12 (декабрь). С. 1376–1379.
130. *Иорданский Н. Н.* Фенотипическая пластичность организмов и эволюция // *Журнал общей биологии*. Т. 70. 2009. № 1. С. 3–9.
131. *Шестаков С. В.* Роль горизонтального переноса генов в эволюции // Докл. на теор. семинаре геологов и биологов «Происхождение живых систем». 15–20 августа 2003. Горный Алтай.
132. *Нефедова Л. Н., Ким А. И.* Эволюция от ретротранспозонов к ретровирусам: источник и происхождение гена env // *Журнал общей биологии*. Т. 68. 2007. № 6 (ноябрь–декабрь). С. 459–467.
133. *Koonin E. V., Makarova K. S., Arvind L.* // *Annual Rev. Microbiol.* 2001. Vol. 55:709–42.
134. *Грипин Л. Е., Марков А. В., Коротаев А. В.* Макроэволюция в живой природе и обществе. Изд. 2-е. М.: Книжный дом «Либроком»/URSS, 2009. 248 с.
135. *Eugene A. Gladyshev, Matthew Meselson, Irina R. Arkhipova.* Massive Horizontal Gene Transfer in Bdelloid Rotifers // *Science*. 2008. Vol. 320. P. 1210–1213.
136. *Julie C. Dunning Hotopp et al.* Widespread Lateral Gene Transfer from Intracellular Bacteria to Multicellular Eukaryotes // *Science*. Published Online August 30, 2007.
137. *Diao X., Freeling M., Lisch D.* Horizontal Transfer of a Plant Transposon // *PLoS Biol.* January 2006. 4(1).
138. *Bowler C., et al.* The Phaeodactylum genome reveals the evolutionary history of diatom genomes // *Nature*. Advance online publication 15 October 2008.
139. *Лосев А. Ф.* Античный космос и современная наука // *Античные мыслители об искусстве*. М., 1938. С. 244–53.
140. *Сороко Э. М.* Золотые сечния, процессы саморганизации и эволюции систем: Введение в общую теорию гармонии систем. Изд. 2-е. М.: КомКнига/URSS, 2006. 264 с.
141. *Замятнин А. А.* Фрагментомика // *Проблемы биологической физики* / Под ред. В. А. Твердислова. М.: Ленанд/URSS, 2011. 320 с.
142. *Марков А. В., Коротаев А. В.* Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // *Журнал общей биологии*. 2008. Т. 69. № 3. С. 175–194.
143. *Andrew A. Forbes, Thomas H. Q. Powell, Lukasz L. Stelinski, James J. Smith, Jeffrey L. Feder.* Sequential Sympatric Speciation Across Trophic Levels // *Science*. 2009. Vol. 323. P. 776–779.
144. *Jonathan L. Payne, Alison G. Boyer, James H. Brown, Seth Finnegan, Michai Kowalewski, Richard A. Krause, Jr. Kathleen Lyons, Craig R. McClain, Daniel W. McShea, Philip M. Novack-Gottshall Felisa A. Smith, Jennifer A. Stempien, Steve C. Wang.*

- Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Published online before print December 23, 2008; doi: 10.1073/pnas.0806314106.
145. *Aaron Clauset, Douglas H. Erwin.* The Evolution and Distribution of Species Body Size // *Science*. 2008. Vol. 321. P. 399–401.
146. *Konstantin Popadin, Leonard V. Polishchuk, Leila Mamirova, Dmitry Knorre, Konstantin Gunbin.* Accumulation of slightly deleterious mutations in mitochondrial protein-coding genes of large versus small mammals // *PNAS*. 2007. Vol. 104. P. 13390–13395.
147. *Марков А. В., Анисимов В. А., Коротаев А. В.* Взаимосвязь размера генома и сложности организма в эволюционном ряду от прокариот к млекопитающим // *Палеонтологический журнал*. № 4. 2010. С. 3–14.
148. *Луговской В.* Распределенный мозг муравьиной семьи // *Наука и жизнь*. № 3. 2007.
149. *Чижевский А. Л.* Физические факторы исторического процесса. Калуга, 1924. 72 с.
150. *Расницын А. П.* Инадаптация и эвадаптация // *Палеонтол. журн.* 1986. № 1. С. 3–7.
151. *Раутиан А. С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология*. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76–118.
152. *David L. Des Marais, Mark D. Rausher.* Escape from adaptive conflict after duplication in an anthocyanin pathway gene // *Nature*. Advance online publication 25 June 2008.
153. *Nicholas H. Putnam et al.* The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype // *Nature*. 2008. Vol. 453. P. 1064–1071.
154. *Dong Ren, Conrad C. Labandeira, Jorge A. Santiago-Blay, Alexandr Rasnitsyn, ChungKun Shih, Alexei Bashkuev, M. Amelia V. Logan, Carol L. Hotton, David Dilcher.* A Probable Pollination Mode Before Angiosperms: Eurasian, Long-Proboscis Scorpionflies // *Science*. 6 November 2009. Vol. 326. P. 840–847.
155. *Ламарк Ж. Б.* Философия зоологии // Избр. произв. М., 1955.
156. *Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.; Изд. 2-е. М.: Книжный дом «Либроком»/URSS, 2012.